

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLOGICAS

E.A.P DE CIENCIAS BIOLOGICAS

**Dieta y morfología del estómago en roedores de los
bosques montanos del departamento Huánuco, Perú**

TESIS

para optar el título profesional de Biólogo

AUTOR

Maggie Carolina Noblecilla Huiman

Lima – Perú

2008

A JESÚS

A Mis Padres: Julio y Carolina

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a mi jurado evaluador, Dr. Niels Valencia, Ph. D. Víctor Pacheco, Dra. Elida Carrillo, Blgo. Pedro Huamán, por sus comentarios y sugerencias. Un especial reconocimiento a Victor Pacheco, Curador de la Colección de Mamíferos en el Museo de Historia Natural (MUSM) y Profesor de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, por su continuo y valioso apoyo a lo largo de la realización del presente trabajo y el tiempo compartido como asesor y amigo.

Agradecer a Lucía Luna, Elena Vivar y Sergio Solari por sus comentarios y sugerencias para la realización de este trabajo, que además fue posible gracias al apoyo logístico del departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural y sus colaboradores.

A Richard Cadenillas por su ayuda en la elaboración del mapa presentado, a María del Carmen Peralta por la facilitación de las fotos del área de estudio y de los ejemplares, a Dan Vivas por el apoyo logístico para la presentación de esta tesis, a Edith Arias y Malena Vílchez por su colaboración en la identificación de muestras vegetales y entomológicas respectivamente.

Unas gracias especiales al Dr. Germán Quispe, por el ánimo y apoyo incondicional para la redacción de la presente.

Y a todas las personas que de alguna u otra forma hicieron posible la realización de este trabajo.

INDICE

INDICE	I
Lista de figuras	II
Lista de tablas	IV
Agradecimientos	V
Resumen	VI
Abstract.....	VII
1. INTRODUCCION.....	1
2. OBJETIVOS	3
3. ANTECEDENTES.....	4
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
4.1 AREA DE ESTUDIO.....	7
4.1.2. CARACTERISTICAS	7
4.2 MATERIALES.....	13
4.3 METODOLOGÍA.....	14
5. RESULTADOS.....	20
6. DISCUSION.....	32
7. CONCLUSIONES.....	35
8. LITERATURA CITADA	37
9. ANEXOS	41
9.1 Descripción de las especies mamíferas incluidas	41

LISTA DE FIGURAS

Figura 1: Mapa de Huánuco, mostrando la ubicación de los puntos de colecta: A, Chaupiloma; B, Shogos; C, Ucumaria; D, Galloganan; E, Hatuncucho; F, Chinchuragra; G, Iscarag; H, Kenwarajra; I, Pampa Hermoza; J, Provias; K, Regional.....	9
Figura 2: Vista panorámica de los bosques según unidad de vegetación. A. Campamento Chaupiloma.: Bosque Montano Primario. B. Campamento Ucumaria: Bosque Montano de <i>Polylepis</i> sp. C. Campamento Shogos: Bosque Montano Primario. D. Campamento Hatuncucho: Bosque Montano Primario.....	10
Figura 3: E. Campamento Galloganan: Bosque Montano Secundario. F. Campamento Chinchuragra: Bosque Montano Secundario. G. Campamento Iscarag: Bosque Montano Primario.....	11
Figura 4: H. Campamento Regional: Bosque Montano Secundario. I. Campamento Ututo: Bosque Montano. J. Campamento Provias: Bosque Montano Secundario.....	12
Figura 5: K. Campamento Kenwarajra: Bosque Montano Secundario. L. Campamento Pampa Hermoza: Bosque Secundario Rocos.....	13
Figura 6. Esquema de los cinco caracteres medidos para la morfología del estómago. Parte superior: vista ventral del estómago. Parte inferior: vista en sección media frontal. [Lt]: Longitud total del estómago, [Ag]: Altura de la cámara glandular, [Aa]: Altura de la cámara aglandular, [Li]: Longitud de la incisura angulares, [Lu]: Longitud de la unión del esófago a la gran curvatura.....	16
Figura 7. Porcentajes de consumo para cada categoría alimenticia en A: <i>Akodon orophilus</i> . B: <i>Microryzomys altissimus</i> . C: <i>M. minutus</i> . D: <i>Thomasomys notatus</i> y E: <i>T. kalinowskii</i>	22
Fig. 8. Galería de fotos que muestran la morfología externa e interna del estómago de los roedores examinados: 1 al 3 <i>Akodon orophilus</i> , 4. <i>Microryzomys altissimus</i> , 5 y 6 <i>M. minutus</i> , 7 al 9 <i>Thomasomys notatus</i> , 10 al 12 <i>T. kalinowskii</i>	30
Figura 9: Especies de pequeños mamíferos estudiados: A, <i>Akodon orophilus</i> ; B, <i>Microryzomys altissimus</i> ; C, <i>Microryzomys minutus</i> ; D, <i>Thomasomys notatus</i> y E, <i>Thomasomys kalinowskii</i>	43

Figura 10: Diagrama de A). Estómago unilocular-hemiglandular y B). Estómago bilocular-discoglandular. Las características anatómicas indicadas son: a, incisura angulares; b, corpus; c, antrum; d, fornix ventricularis; e, epitelio escamoso cornificado; f, epitelio glandular; g, plica; h, extremo posterior del esófago; i, extremo anterior del duodeno..... 45

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Hábitos alimenticios para 5 especies de roedores de los Bosques Montanos de Huánuco. El peso y el porcentaje de consumo de cada categoría alimenticia son expresados como promedio (P), se muestra la desviación estandar (D.S.).....	21
Tabla 2. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada categoría alimenticia en las especies.....	23
Tabla 3. Variación de hábitos alimenticios en 5 especies de roedores de los Bosques Montanos de Huánuco, según la categoría alimenticia acorde con el sexo y la estación. Los promedios de consumo (P) son expresados en %, se muestra la desviación estándar (D.S.).....	23
Tabla 4. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada categoría alimenticia según sexo y época de colecta.....	24
Tabla 5. Lista de artrópodos presentes en la dieta de los roedores examinados.....	24
Tabla 6. Lista de plantas consumidas por los roedores examinados.....	25
Tabla 7. Amplitud de nicho para cada especie, expresado mediante el índice de Levins.....	26
Tabla 8. Valores de los Índices de Sobreposición de nicho para pares de especies, en base a sus hábitos alimenticios.....	27
Tabla 9. Longitud para 5 caracteres medidos en la morfología del estómago de las especies examinadas. Expresados como promedio (P), se muestra la desviación estandar (D.S.) y los valores máximo y mínimo para cada carácter medido.....	28
Tabla 10. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada carácter morfológico en los estómagos de las especies examinadas.....	30
Tabla 11. Total de roedores empleados en el análisis.....	46
Tabla 12. Resumen de procedimientos estadísticos con el paquete SPSS para Windows.....	49

RESUMEN

El análisis de contenido estomacal y morfología del estómago fue llevado a cabo para 5 especies de roedores sigmodontinos incluyendo *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii*, procedentes de los bosques montanos de Huánuco, Perú (desde 2564 hasta 4445 msnm). Índices de amplitud y sobreposición de nicho fueron calculados para la dieta. El consumo de artrópodos (adultos y larvas) fue predominante en *Akodon orophilus*, comprendiendo el 90.1% del volumen de la dieta. Por el contrario, el consumo de vegetales fue predominante en *Thomasomys notatus* (>89% del volumen) y *Thomasomys kalinowskii* (67.75% del consumo vegetal, representado por semillas en su mayoría). *Microryzomys altissimus* y *Microryzomys minutus* evidenciaron una clara tendencia a la omnivoría con una alta proporción de vegetales y artrópodos adultos. Con los datos de amplitud de nicho (Índice Levins) se obtuvo un rango desde 1.70 en *Akodon orophilus* calificándose como un especialista, hasta 4.61 en *Thomasomys kalinowskii* mostrándose que ésta especie no discrimina entre los recursos, calificándolos como “generalistas”.

Todos los géneros estudiados presentaron cierta variabilidad en los caracteres morfológicos examinados del estómago, a pesar de ello, quedan dentro del modelo unilocular-hemiglandular. Se indica las longitudes para los caracteres internos y externos de la morfología del estómago y se obtiene grados de variación dentro de la morfología del estómago, registrándose valores altos en el Coeficiente de Variación para el carácter Longitud de la incisura angulares en las 5 especies estudiadas. Además se evidencia la presencia de constricciones peculiares en la morfología interna del estómago de *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus* y *Thomasomys notatus*.

Palabras clave: Akodontini, Oryzomyini, Thomasomini, dietas, morfología del estómago, Bosques Montanos, Huánuco, Perú.

ABSTRAC

Análisis of stomach contents and the stomach morphology were performed for 5 species of sigmodontine rodents including *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii* from montane forest at Huánuco, Perú (from 2564 to 4445 m). Indices of niche breadth and overlap were calculated for diet.

Consumption of arthropods (adults and larvae) was predominant in *Akodon orophilus*, comprising 90.1% of diet by volume. On the other hand, consumption of plant material was predominant in *Thomasomys notatus* (>89%) and *Thomasomys kalinowskii* (67.75 % from consumption of plant, mainly was seeds). *Microryzomys altissimus* and *Microryzomys minutus* had a clear tendency towards omnivory with high proportion of plants and arthropods (adults). Based on these data, niche breadth (Levins' Index) ranged from 1.70 in *A. orophilus* these value suggest that this rodent acts as a "specialist" to 4.61 in *T. kalinowskii* showing that this specie do not discriminate among resources, thus this rodent acts as a "generalist".

All genera studied had some variability in the morphological characters examined, despite it the rodents have a stomach conforming basically to a unilocular-hemiglandular pattern. Length for internal and external characters was indicated and I obtained variation degree in morphological characters showing high values of coefficient of variation (CV) to Length of incisura angularis in 5 species.

Moreover, were found peculiar constraints on the internal morphology of the stomach for *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus* y *Thomasomys notatus*.

Key words: Akodontini, Oryzomyini, Thomasomini, diets, morphology of stomach, montane forest, Huánuco, Perú.

1. INTRODUCCIÓN

La riqueza de mamíferos en el Perú asciende por lo menos a 500 especies (V. Pacheco, com. pers.), siendo uno de los países con mayor número de especies en la región Neotropical. Esta diversidad varía según la fisiografía de la región en el país; así, la mayor diversidad se registra en los bosques bajos tropicales (Voss y Emmons, 1996; Emmons y Feer, 1997); pero el mayor porcentaje de endemismos se encuentra en los bosques montanos orientales (Pacheco, 2002), entre ellos tenemos a *Akodon orophilus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii*, pequeños mamíferos, que al igual que otros roedores carecen de datos completos sobre su historia natural.

Estudios en mamíferos pequeños que incluyen dieta y morfología, sugieren que las variaciones en las diferentes partes del sistema digestivo demostrarían cambios evolutivos relacionados con el consumo de alimentos (Vorontsov, 1961); en lo relacionado a la dieta, las investigaciones revelan que las diferencias en los hábitos de alimentación entre mamíferos se reflejan a menudo en la estructura de su tracto digestivo (Ellis et al., 1994). Estudios realizados en mamíferos como oso hormiguero, murciélagos y conejos reportan adaptaciones en el intestino, debido a la dieta basada en fibra vegetal (Caroline et al., 2003). En roedores de la sabana sur de África se observaron diferencias en la longitud relativa del intestino con respecto al sexo y estado reproductivo de las especies, en comparaciones intra e interespecíficas (Korn, 1992). En otros estudios la morfología del sistema digestivo se ha centrado en la morfología dentaria, siendo escasos aquellos que se relacionan con la anatomía el estómago (ver Rouaux et al., 2003).

Para Sudamérica se han realizado estudios de dieta en roedores (*Akodon*, *Calomys*, *Graomys*, *Phyllotis*, *Bolomys*, *Oligoryzomys*, *Oryzomys*, *Oxymycterus*, *Abrothrix*) y lagomorfos como *Lepus europaeus* (ver Brandán, 1995; Ellis et al. 1994; Giannoni et al. 2005; Guabloche et al. 2002; López-Cortés et al. 2007; Suárez, 1994); además de investigaciones en heces de roedores (*Oryzomys* y *Proechimys*) para determinar su importancia como dispersores de hongos en la Amazonía de Perú (Janos et al., 1995). Y estudios que abarcan la morfología del tracto digestivo (Ellis et al., 1994; Guabloche et al., 2002) además de la histología del estómago (Rouaux et al., 2003).

Este análisis es el primer estudio hacia una aproximación de la historia natural de roedores en los bosques montanos de Huánuco, que están siendo seriamente amenazados por la destrucción y fragmentación (ver Pacheco et al., 2002a), con

especies colectadas desde 2564 hasta 4445 msnm; para ello, se realizó un estudio de dieta (tomando en consideración el sexo y la estacionalidad) y morfología estomacal para las especies *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *M. minutus*, *Thomasomys notatus* y *T. kalinowskii* pertenecientes a tres tribus diferentes: Akodontini, Oryzomini y Thomasomyini, respectivamente y de las cuales tenemos referenciado que al parecer la estrategia de alimentación a sido un factor en la evolución de ciertos roedores filotinos y akodontinos peruanos debido a la existencia de patrones de correlación en la variación dietaria con el medio ambiente y la morfología de los roedores (ver Pizzimenti y De Salle, 1980).

Se espera que los datos obtenidos del contenido de la dieta y morfología estomacal, sirvan de base para estudios de fisiología, morfología y ampliación de los datos cuantitativos y cualitativos de la historia natural de este grupo de mamíferos pequeños.

La hipótesis para el presente estudio, es que si la morfología del estómago se correlaciona con la dieta de las especies, entonces el análisis de la dieta de los roedores de Huánuco reflejará diversas adaptaciones estomacales. Además consideraremos la existencia de un rango de variación en la morfología de algunas piezas del estómago.

2. OBJETIVOS

Para comprobar la hipótesis se usó como medio de verificación la dieta y la morfología del estómago de los roedores. Así, el presente estudio tiene como objetivos principales:

- 1º Categorizar el contenido estomacal de los roedores según categorías alimenticias mayores y determinar el tipo de dieta en las especies analizadas.
- 2º Describir diferencias en la morfología del estómago entre las especies a evaluar.
- 3º Describir las variaciones intraespecíficas en la dieta y en la morfología del estómago con respecto al sexo y estacionalidad (época seca/húmeda).

3. ANTECEDENTES

Los roedores cricetidos son valiosos miembros de muchos ecosistemas dentro de los cuales cumplen roles como predadores, presas y dispersores tanto de semillas como de micorrizas y tienen un gran impacto sobre la sucesión de bosques depredando plántulas de árboles (Manson et al. 2001); sin embargo, generalmente los roedores son más asociados como plagas que como presa pasando así por alto su importancia en la cadena trófica (ver Clark y Bunck, 1991; Shomita et al., 2004), ésto señala que hay un vacío de información en cuanto a la historia natural de éstos pequeños mamíferos (ver Carleton, 1981; Ellis et al., 1994; Brandan, 1995; Guabloche et al., 2002).

Dentro de los primeros estudios con relación a la historia natural de pequeños mamíferos encontramos a Vorontsov (1961) quien propuso que la variaciones en las diferentes partes del sistema digestivo demostrarían cambios evolutivos relacionados con el consumo de alimentos, desde aquellos de alta energía (contenido proteo-lipídico, de semillas e insectos) hacia otros de baja energía (con alto contenido en celulosa), mientras que Ellis et al. (1994) señalaron que algunos de estos cambios observados serían: disminución del área cubierta por epitelio glandular del estómago y un aumento de la división del estómago. Se atribuye tales cambios como adaptación a la dieta herbívora (ver Rouaux et al., 2003).

La variación dietaria entre las especies está relacionada con la morfología del roedor; (Pizzimenti y De Salle, 1980). Carleton (1981) examinó la morfología gástrica de un grupo de roedores (Microtinae) y encontró diferencias que pueden separar o agrupar géneros; además indicó que el régimen alimenticio de un roedor pequeño puede ser más variado y complejo que las categorías tróficas estándares (herbívoro, granívoro ó insectívoro) (ver Guabloche et al., 2002).

Carleton (1973) en su estudio sobre la morfología del estómago en roedores del Nuevo Mundo reportó que la mayoría de los roedores sudamericanos presentan la condición ancestral del estómago tipo unilocular-hemiglandular (ver Myers y Carleton, 1981; Carleton y Musser, 1989; Guabloche et al., 2002; Luna y Patterson, 2003; Weksler, 2006; Weksler et al., 2006); además señaló que, dentro de los géneros estudiados, sólo en *Thomasomys* se notaron diferencias gástricas interespecíficas. Pacheco (2003) reporta variabilidad de la morfología estomacal entre las poblaciones

de *Thomasomys aureus* lo cual estaría de acuerdo con otros caracteres que sugieren que este taxa es un complejo de especies.

Ellis et al. (1994) reportaron las relaciones entre la dieta, morfología del tracto digestivo e historia de vida en cinco especies de roedores en las pampas de Argentina (*Calomys laucha*, *C. musculinus*, *Akodon azarae*, *Bolomys obscurus* y *Oligoryzomys flavescens*), resultando todos los roedores omnívoros que varían en la proporción relativa de consumo de semillas, insectos y vegetales; los autores concluyeron que la dieta reflejó la historia de vida de éstos roedores; así, la especie más oportunista (cuerpo más pequeño, alta fecundidad, preferencia por hábitats disturbados) consumió una dieta rica en energía, mientras la menos oportunista consumió mayormente vegetales; además señalan que las diferencias observadas en la estructura del tracto digestivo pueden reflejar la variación encontrada en gremios de roedores omnívoros más que el nivel de especialización alimentaria dentro de la comunidad.

Giannoni et al. (2005) realizaron estudios en la Reserva de Biosfera de Ñacuñán, Argentina y reportaron para los roedores: *Graomys griseoflavus*, *Akodon molinae*, *Calomys musculinus* y *Eligmodontia typus* una dieta principalmente herbívora dentro de la cual su mejor recurso fueron las semillas concluyendo que estos roedores muestran una considerable flexibilidad trófica para este tipo de ambiente. La dieta herbívora es también reportado para *Oryzomys xantheolus*, en las lomas peruanas (Guabloche et al., 2002).

Brandán (1995) en su estudio de hábitos alimenticios sobre roedores de Tucumán, Argentina, define a *Akodon simulator* como consumidor de hojas. Dellafiore y Polop (1994) indican para *Calomys musculinus*, de Argentina central, una dieta esencialmente granívora y generalista. Y una dieta insectívora es reportado para *Rhagomys longilingua*, una nueva especie de ratón para Perú (Luna y Patterson, 2003) y para *Oxymycterus rutilans* (Suárez, 1994).

Estudios en la zona altoandina de Perú incluyen especies tales como *Akodon boliviensis* y *Calomys sorellus* y concluyen que estos géneros poseen un hábito alimentario netamente insectívoro (Dorst, 1972).

Luego de examinar los diversos métodos para el análisis de dieta en pequeños roedores se concluyó que la mejor fuente es la revisión del contenido estomacal (Hannson, 1970; ver Pizzimenti y De Salle, 1980; Ellis et al., 1994; Brandan, 1995; Solari, 1997; Guabloche et al., 2002; Giannoni et al., 2005).

Las variaciones encontradas en la dieta de *Phyllotis*, *Akodon* y *Calomys* (insectívoro y herbívoro-omnívoro) han sido relacionadas con la variación morfológica en tamaño de

los roedores, debido a que especies más pequeñas basan su dieta principalmente en insectos mientras que especies más grandes utilizan mayormente vegetación (Pizzimenti y De Salle, 1980); con el sexo, edad y condición reproductiva (Suárez, 1994); y más específicamente las relaciones entre dieta y morfología del tracto digestivo han sido planteadas para diversas especies de roedores sigmodontinos ya que se observó que el incremento del área cornificada y la consecuente disminución del área glandular en los roedores, puede ser una adaptación a la dieta herbívora y manifestado también en un ciego más grande pues esta estructura sirve como lugar de fermentación microbiana (ver Ellis et al., 1994; Guabloche et al., 2002; Caroline et al., 2003; Rouaux et al., 2003). Además estudios señalan que probablemente la morfología gástrica en los roedores refleja los diferentes grados en la digestión inicial de proteínas, carbohidratos o grasas, más que la digestión de ciertas categorías alimenticias como gramíneas, semillas o insectos; existiendo así diferencias importantes en ciertas partes del sistema digestivo de los roedores que determinan variaciones morfológicas que constituyen aportes en la sistemática de estos grupos y responden a problemas relacionados con la función de estas estructuras; Estas variaciones también explicarían las diferentes dietas entre las especies (Carleton, 1973).

Estos estudios son los antecedentes que contribuyen a la necesidad de ampliar el conocimiento de la historia natural en cuanto a dieta y morfología estomacal de los pequeños roedores que habitan en los bosques montanos de la vertiente oriental de los Andes, que en el Perú albergan más del 60% (30) de las especies endémicas de mamíferos (Pacheco, 2002; ver Young y Valencia, 1992; Pacheco et al., 2001). Además, en el departamento de Huánuco muchos bosques montanos, que presentan alta diversidad y endemismos, se están perdiendo; ejemplos de estos bosques son Carpish (Pacheco et al., 2002a, 2002b) y los bosques de Chaglla y Amarilis (Pacheco et al., 2001); tales estudios concluyen que por la alta diversidad encontrada, estos bosques deberían protegerse.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra entre las alturas de 2564 hasta 4445msnm en el departamento de Huánuco, Perú; área descrita como bosques montanos (Young y Valencia,1992). Los bosques incluidos en la colecta fueron Ucumaria, Shogos, Chaupiloma, Galloganan, Chinchuragra, Iscarag, Kenwarajra, Pampa Hermoza y los bosques colindantes con los campamentos Regional y Provias (Fig. 1).

La colecta fue realizada entre los años 2005-2006 (correspondientes a 4 colectas en época seca y 1 en época húmeda). La determinación y análisis estadísticos de contenidos estomacales se llevaron a cabo en el departamento de Mastozoología del Museo de Historia Natural (MUSM).

4.1.2 Características

Hábitat

Según la vegetación encontrada en el área, se describió unidades de vegetación como vega de ciperáceas, pajonal, bosque montano primario (que comprenden bosques densos) y bosque montano disturbado (que comprenden sembríos entre bosques poco densos) (Pacheco et al., 2006).

Se presenta a continuación una descripción de los bosques en donde se colectaron los ejemplares de roedores (Fig. 2).

Bosque montano alto disturbado

Bosque montano que presenta dos zonas muy marcadas, la primera se caracteriza por ser no muy denso, algo seco y estar acompañado de vegetación (arbustos temporales) de mas o menos 1.3 m; la segunda formada por Bosque montano muy denso, húmedo, con abundantes árboles asociados a plantas epífitas, presencia de helechos, musgos, etc.

Bosque montano

Abundante Bosque Montano dispuesto sobre tres montañas escarpadas, presenta una zona pedregosa, seca y escarpada con árboles dispersos; otra zona pantanosa, húmeda y densa (árboles y arbustos); otra zona montañosa, muy húmeda con abundantes árboles de *Polylepis*, musgos, helechos grandes y plantas al nivel del

suelo tipo trébol; y otra zona limitante entre el Bosque montano y el Pajonal que se caracteriza por tener plantas tipo musgo en almohadillas, arbustos semisecos, gramíneas, arbustos espinosos. (Fig. 3)

Bosque montano ribereño

Bosque montano muy denso, húmedo y amplio con abundantes árboles asociados a epífitas, presenta musgos, helechos, enredaderas, arbustos espinosos y suelo muy fofo compuesto por sustrato suelto, hojas secas, raíces en descomposición y musgo. Este bosque se encuentra acompañado de un río de cauce regular con aguas muy frías. (Fig. 4)

Bosque montano pedregoso

Bosque de *Polylepis* muy húmedo con abundante presencia de musgo, bosque tupido y pantanoso, y se encuentra debajo de la quebrada. Una pequeña parte es una zona de totoral (vega) y entre estos dos tipos de vegetación hay presencia de arbustos en sustrato pedregoso. (Fig. 5)

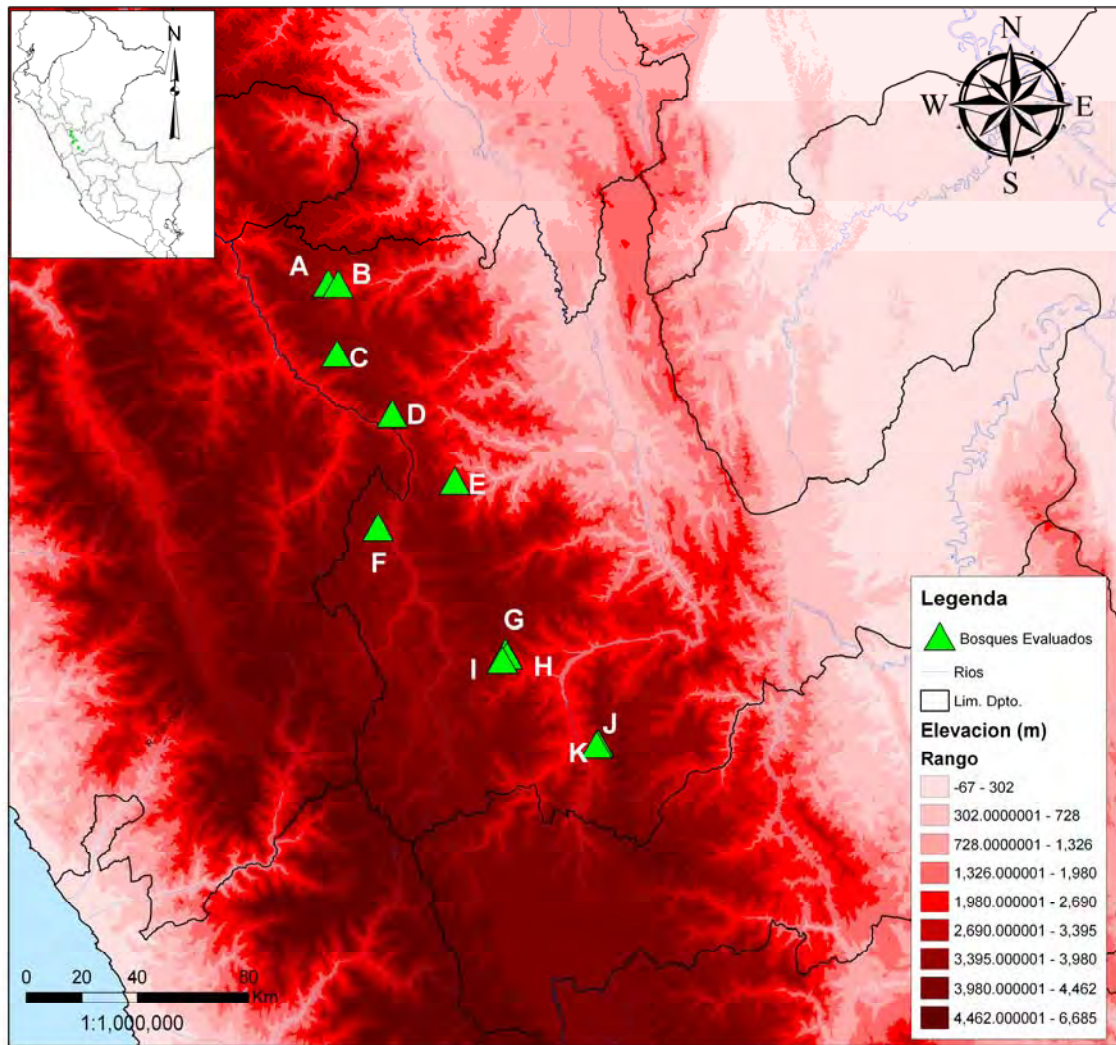


Figura 1: Mapa de Huánuco, mostrando la ubicación de los puntos de colecta: A, Chaupiloma; B, Shogos; C, Ucumaria; D, Galloganan; E, Hatuncucho; F, Chinchuragra; G, Iscarag; H, Kenwarajra; I, Pampa Hermoza; J, Provias; K, Regional.

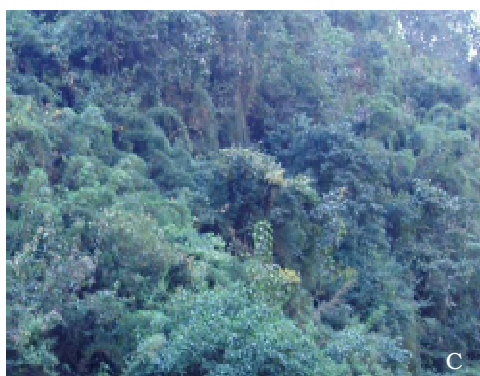
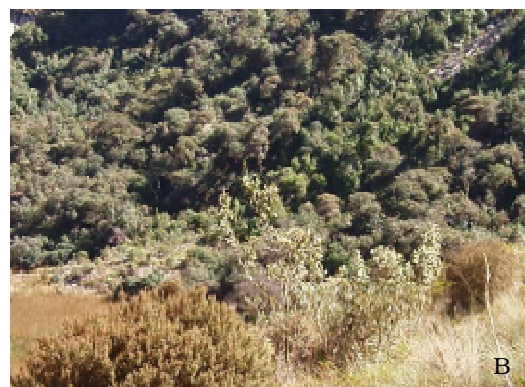


Figura 2: Vista panorámica de los bosques según unidad de vegetación. A. Campamento Chaupiloma.: Bosque Montano Primario. B. Campamento Ucumaria: Bosque Montano de *Polylepis* sp. C. Campamento Shogos: Bosque Montano Primario. D. Campamento Hatuncucho: Bosque Montano Primario.



Figura 3: E. Campamento Galloganán: Bosque Montano Secundario. F.Campamento Chinchuragra: Bosque Montano Secundario. G.Campamento Iscarag: Bosque Montano Primario.



Figura 4: H. Campamento Regional: Bosque Montano Secundario. I.Campamento Ututo: Bosque Montano. J.Campamento Provias: Bosque Montano Secundario.



Figura 5: K.Campamento Kenwarajra: Bosque Montano Secundario. L.Campamento Pampa Hermoza: Bosque Secundario Rocoso.

4.2 MATERIALES

a. Material biológico

El presente estudio fue realizado en base a ejemplares conservados (mamíferos pequeños) procedentes de los bosques montanos del departamento de Huánuco y correspondientes a las especies: *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii*.

b. Material Químico

Alcohol 70º

c. Material de Vidrio

Placas Petri

Beakers (10, 50, 100 ml)

Bagueta

Probetas (10, 25 ml)

d. Material de Escritorio

Computadora

Impresora

Scanner

Útiles de oficina

e. Material Fotográfico

Cámara digital 5Mpx

Pilas aa

Memoria 1G

f. Material de procesamiento automático

Programas SPSS
Office 2000
Adobe acrobat

g. Equipo

Estereoscopio
Centrífuga eléctrica
Caliper digital

h. Otros

Viales (2 ml)
Frascos de plástico
Tubos para centrifuga (15 ml)
Tamiz (malla de 0.7 mm)
Espátula

4.3 METODOLOGÍA

Obtención de las muestras estomacales

Se procesaron un total de 325 especímenes, distribuidas entre las especies *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii*. Los estómagos fueron separados de todo el tracto digestivo, por un corte a nivel del extremo posterior del esófago y por un corte en el extremo anterior del duodeno y colocado en un frasco de plástico con alcohol 70% debidamente rotulado.

Análisis Cualitativo y Cuantitativo

Para el análisis de la dieta fueron considerados los estómagos llenos, descartando estómagos con poco o ningún contenido (Pizzimenti y De Salle, 1980) resultando así, 105 especímenes que fueron analizados para la dieta y 119 especímenes para el análisis de morfología.

El contenido de cada estómago fue separado y vaciado sobre una placa petri usando la cantidad de alcohol (70%) necesario, se homogenizó con una baqueta (ver Meserve, 1981) y luego se filtró a través de una malla de 0.7 mm de luz (Guabloche et al., 2002) y el filtrado se colectó en un beacker 50 ml para dividir la muestra en dos fracciones: partículas pequeñas (< 0.7 mm) y partículas grandes. Las dos fracciones fueron colocadas en tubos para centrifuga, con ayuda de una espátula y se completó el volumen en algunos casos hasta 10 ml, con alcohol de 70%; esta muestra fue centrifugada a 1000

rpm durante 5 minutos, y el sobrenadante se vertió en una probeta para calcular el volumen y por diferencia con el volumen inicial, se obtuvo el volumen del sedimento; así, la suma de ambas fracciones centrifugadas fueron consideradas como el 100% del volumen.

Para determinar las características de la morfología del estómago se tomaron medidas externas de Longitud total del estómago [Lt], Altura de la cámara glandular [Ag] y Altura de la cámara aglandular [Aa] (Rouaux et al., 2003). Para determinar las características de la morfología interna del estómago, éstos fueron disectados mediante un corte longitudinal de su curvatura mayor (ver Carleton, 1973); y así, se tomaron medidas de Longitud de la incisura angulares [Li] (medida desde la abertura del esófago al estómago hasta el punto de inserción de la plica) y Longitud de la unión del esófago a la gran curvatura [Lu] (medida desde la abertura del esófago al estómago hasta el extremo opuesto en la gran curvatura) (ver Ellis et al., 1994) (Fig. 6)

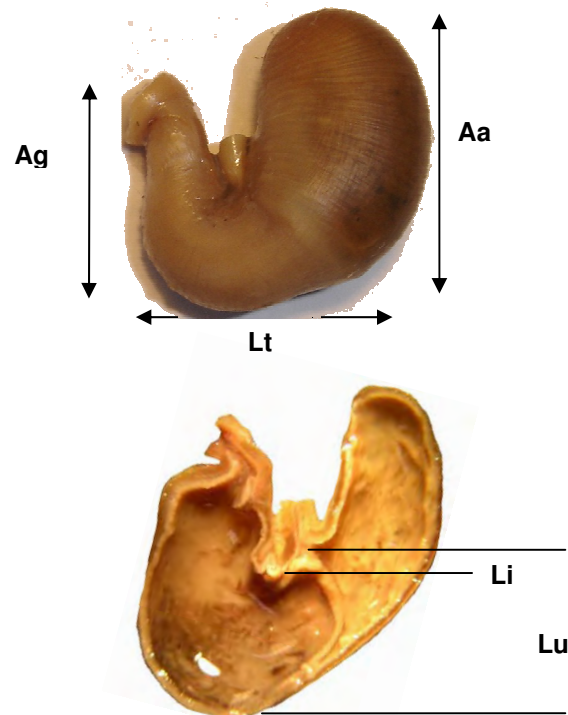


Figura 6. Esquema de los cinco caracteres medidos para la morfología del estómago. Parte superior: vista ventral del estómago. Parte inferior: vista en sección media frontal. [Lt]: Longitud total del estómago, [Ag]: Altura de la cámara glandular, [Aa]: Altura de la cámara aglandular, [Li]: Longitud de la incisura angulares, [Lu]: Longitud de la unión del esófago a la gran curvatura.

Estandarización de los datos

Las fracciones obtenidas de la dieta, fueron examinadas usando estereomicroscopio a 40 aumentos (40x) en no menos de cinco campos ópticos utilizándose el porcentaje de cobertura de campo como una medida del volumen (Solari, 1997); es decir, el campo óptico observado representó el 100% del volumen de la dieta; además la placa petri con el contenido estomacal fue colocado sobre papel milimetrado lo que generó una subdivisión de campo óptico y la porción ocupada por cada categorías alimenticias se consideró como un porcentaje del total; realizándose hasta 10 repeticiones en las observaciones para cada fracción obtenida. La mayoría de los elementos en la dieta fueron identificados como invertebrados, epidermis vegetal, u otras partes vegetales, permaneciendo un menor porcentaje como no identificado (Idem).

En base a la presencia de exoesqueleto de artrópodos se dividió a los invertebrados en las siguientes categorías: Larva de Artrópodos (en general invertebrados de cuerpo blando), adultos de Artrópodos (básicamente adulto de insectos), la epidermis vegetal se subdividió según su patrón celular en gramíneas y no-gramíneas (monocotiledóneas [mono] y dicotiledóneas [dico], respectivamente), el tejido vascular (T.vas) se caracterizó de manera independiente, otras partes como material no referible a ninguna otra categoría (hongos, pelo, cebo, tierra, etc.) se asignaron a la categoría otros (Idem).

Muestras representativas de cada categoría alimenticia fueron colocadas en viales (2 ml) con alcohol 70º para identificarlos luego de esta etapa.

Finalmente los datos de cada fracción se promediaron para obtener porcentajes promedios de cada categoría de recursos para cada individuo, los cuales a su vez se agruparon para obtener promedios generales de cada categoría para cada especie. Cabe resaltar que se tomaron en consideración los datos de sexo y la época de colecta de los individuos para observar las probables variaciones.

Para tomar datos de la morfología del estómago se consideraron sólo a los especímenes adultos y fueron examinadas bajo estereomicroscopio a 40 aumentos (40x); las 5 variables medidas fueron tomadas para todos los estómagos enteros, usando caliper digital.

Análisis de datos

Para evidenciar el grado de especialización en la dieta se calculó el coeficiente de variación (CV) para cada categoría alimenticia para cada especie; el cual fue calculado a

partir de las medias y desviaciones estándar de cada categoría, además se consideraron los valores de CV menores a 25% como indicativos de alguna preferencia para las categorías alimenticias (Solari, 1997). También, fueron calculados los CV para las medidas obtenidas en la morfología del estómago, conociendo que los valores de CV menores a 25 % indican preferencia, asumimos que para los caracteres medidos en la morfología del estómago de roedores, indica que el carácter medido se mantiene estable dentro de la morfología gástrica.

Para determinar los patrones de uso y la semejanza del recurso en la dieta de cada especie se usaron los índices de amplitud de nicho y sobreposición (ver Krebs, 1989). Estimar el nivel de variación de uso del recurso, dentro de la dieta para cada individuo de cada especie, a fin de señalar la existencia de patrones especialistas o generalistas, puede ser obtenido mediante las medidas de amplitud de nicho que pueden obtenerse con el Índice de Levins (Levins, 1968) que se calcula como:

$$B = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

donde: p_j representa la proporción del recurso j en la dieta. El índice de Levins varía entre un mínimo de 1 y un máximo igual al número (N) de categorías alimenticias (en este caso 6).

Utilizando el porcentaje de volumen de cada categoría alimenticia es posible obtener índices de sobreposición los cuales indican el grado de competencia por el uso de recursos alimenticios específicos (Sale, 1974); se pueden calcular mediante el Índice de Sobreposición Simétrico de Pianka (Pianka, 1973) y el Índice Modificado de Morisita (Horn, 1966), que se calculan como:

$$O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}, \quad C_H = \frac{2 \sum p_{ij} p_{ik}}{\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2}$$

donde: p_{ij} y p_{ik} representan la proporción de la categoría alimenticia i en la dieta de las especies j o k .

El Índice de Sobreposición se consideró alto para valores sobre 0.75 y bajo para aquellos menores de 0.50.

El análisis univariado de varianza (ANOVA) fue usado para determinar si las diferencias que existen entre las medias de las categorías alimenticias fueron estadísticamente

significativas o no en una especie como entre especies; siendo la variable independiente cada una de las 5 especies tratadas en esta tesis (*Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus*, *Thomasomys notatus* y *Thomasomys kalinowskii*) y la variable dependiente cada una de las 5 categorías alimenticias definidas (Larva de Artrópodos, adultos de Artrópodos, monocotiledóneas, dicotiledóneas, tejido vascular y otros. Diferencias fueron consideradas significativas a $p < 0.05$.

Se examinó la morfología externa e interna del estómago para describir las variaciones encontradas en los caracteres medidos, estableciéndose un rango de variación para cada carácter, logrando describir la morfología no como un todo sino como factores dentro de la morfología estomacal. Los 5 factores fueron sometidos a los cálculos de coeficiente de variación para determinar que caracteres permanecen constantes y cuales tienden a variar. Los datos de caracteres para la morfología del estómago no fueron incluidos en el ANOVA debido a que realmente resulta difícil o complicado de explicar.

Todos los cálculos estadísticos se llevaron a cabo mediante el Programa SPSS 13.0 for Windows (ver Solari, 2007); debido a que el tamaño de las muestras en las especies tratadas no son iguales se consideró procedimientos:

Tukey HSD (Honestly Significantly Different): Procedimiento de comparación múltiple que controla la tasa de error experimental.

Tukey B: Procedimiento de comparaciones múltiples que ordena las medias de menor a mayor y después calcula un valor de amplitud (rango) para cada comparación en función de la distancia (o nº de pasos) entre dos medias en la ordenación. El procedimiento de Tukey-B utiliza el promedio del HSD de Tukey y SNK (Student-Newman-Keuls) para hallar valores de amplitud en cada paso (distancia en ordenación).

El ajuste de Bonferroni: Técnica estadística que ajusta el nivel de significación en relación al número de pruebas estadísticas realizadas simultáneamente sobre un conjunto de datos. El nivel de significación para cada prueba se calcula dividiendo el error global de tipo I entre el número de pruebas a realizar.

Prueba de Duncan: Esta prueba de rango emplea la media armónica del tamaño de la muestra cuando los tamaños de las muestras no son iguales. La Prueba de Duncan realiza comparaciones por pares utilizando un orden por pasos idéntico al orden usado por la prueba de Student-Newman-Keuls (SNK), pero establece un nivel de protección en la tasa de error para la colección de contrastes, en lugar de usar una tasa de error para los contrastes individuales. Utiliza el estadístico del rango estudentizado. La prueba

Waller-Duncan realiza la prueba de comparaciones múltiples basada en un estadístico t. Utiliza la aproximación Bayesiana.

Cada uno de los procedimientos (Data Mining Institute © 1997-2004) se realizaron para el análisis estadístico en la dieta de los roedores estudiados.

Análisis entre los tipos de dieta que presentan los roedores y la morfología del estómago.

El coeficiente de variación que señala especialización en la dieta, el índice de amplitud de nicho que indica patrones de uso especialista o generalista para los recursos alimenticios en la dieta, y los índices de superposición que señalan el grado de competencia por el uso de recursos alimenticios específicos; en su conjunto contribuyen a definir los tipos de dietas que prevalecen en cada especie y las posibles competencias por determinados recursos alimenticios entre las especies.

De otro lado, los 5 caracteres morfológicos al ser evaluados mediante el coeficiente de variación calculado señalarán qué estructuras se mantienen más estables y cuáles tienden a variar dentro de la morfología del estómago de los roedores. Dichas variaciones se indicarán en rangos de variación para cada carácter medido.

Se discutirán las dietas obtenidas para cada especie en relación con los 5 caracteres examinados dentro de la morfología del estómago para cada especie.

5. RESULTADOS

Análisis de la dieta

De los individuos examinados, un total de 129 individuos fueron empleados en los análisis, de los cuales 105 fueron considerados para el análisis de la dieta que incluyeron las especies *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *M. minutus*, *Thomasomys notatus* y *T. kalinowskii*.

A partir de datos obtenidos para cada categoría alimenticia se expresaron los promedios, desviación estándar y coeficiente de variación (CV).

Se registró una alta proporción de consumo de artrópodos (adultos más larvas) para *Akodon orophilus* con un promedio de 90.1% mientras que *Thomasomys notatus* tuvo más del 89% de su dieta compuesto de material vegetal y *Thomasomys kalinowskii* con 67.7% del consumo vegetal que en su mayoría estuvo representado por semillas; de otro lado *Microryzomys altissimus* y *Microryzomys minutus* mostraron una aparente tendencia hacia la omnivorita, con porcentajes equivalentes para vegetales y artrópodos (Tabla 1).

Akodon orophilus fue insectívoro, alimentándose principalmente de adultos de artrópodos (74.7%), larva de artrópodo fue la segunda categoría alimenticia de importancia (Fig. 7A). Esta especie fue predominantemente insectívora, con una clara preferencia hacia el consumo de artrópodos adultos (Tabla 1); en relación a la época de colecta y sexo los promedios continuaron manteniéndose altos para el consumo de adultos de artrópodos (Tabla 3). La dieta principal estuvo representada en su mayoría por coleópteros (Tabla 5)

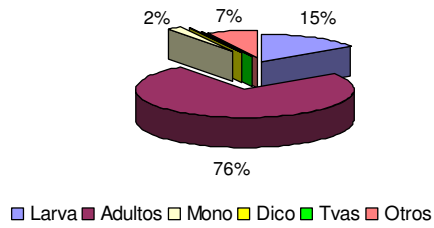
En *Microryzomys altissimus* y *Microryzomys minutus*, el número de individuos analizados fue menor en comparación con *Akodon orophilus*, sin embargo el consumo de material vegetal fue consistentemente alto en estos dos oryzominos, con un promedio de consumo de 51% y 45% respectivamente (Tabla 1) (fig. 7B,C). Además se referencia, el contenido estomacal de un individuo de *M. altissimus* contenía 21 % de semillas de la familia Poaceae (Tabla 6).

Aunque para el análisis de *Thomasomys notatus* se trabajó sólo con 6 individuos, todos mostraron una fuerte dependencia al material vegetal, comprendiendo el 89.2% (Fig. 7D) de su dieta, que en su mayoría fueron identificadas como monocotiledóneas (Tabla 6).

Tabla 1. Hábitos alimenticios para 5 especies de roedores de los Bosques Montanos de Huánuco. El peso y el porcentaje de consumo de cada categoría alimenticia son expresados como promedio (P), se muestra la desviación estandar (D.S.)

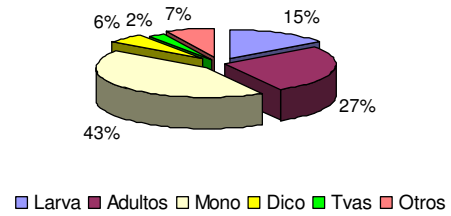
ESPECIES	N*	CATEGORIA ALIMENTICIAS													
		Peso		Artropodos											
				Larva		Adultos		Mono		Dico		Tvas		Otros	
		P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S
<i>A.orphilus</i>	37	24.54	3.69	15.35	13.61	74.74	14.91	1.75	3.46	0.32	1.21	0.35	1.12	7.50	3.57
<i>M.altissimus</i>	5	12.20	0.57	15.13	10.94	26.58	19.58	42.97	28.78	5.97	8.93	2.26	3.61	7.10	0.90
<i>M.minutus</i>	9	14.56	3.08	2.96	3.67	35.92	25.44	16.20	21.29	25.05	26.36	4.11	9.06	15.75	11.31
<i>T.notatus</i>	6	35.75	11.73	2.24	1.17	1.50	2.32	60.13	46.58	21.79	35.36	7.29	17.85	7.05	1.94
<i>T. kalinowskii</i>	48	45.98	5.28	8.90	6.39	12.63	7.34	16.04	17.63	36.43	22.12	15.27	9.45	10.72	5.51

Akodon orophilus



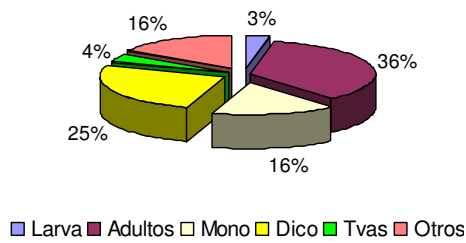
A

Microryzomys altissimus



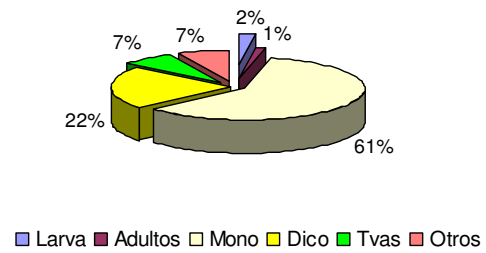
B

Microryzomys minutus



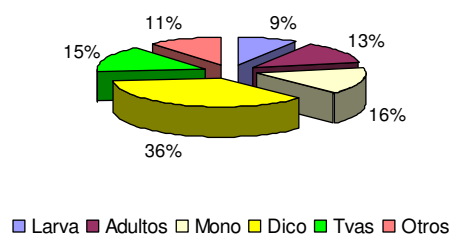
C

Thomasomys notatus



D

Thomasomys kalinowskii



E

Figura 7. Porcentajes de consumo para cada categoría alimenticia en A: *Akodon orophilus*. B: *Microryzomys altissimus*. C: *M. minutus*. D: *Thomasomys notatus* y E: *T. kalinowskii*

Tabla 2. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada categoría alimenticia en las especies.

	CV PARA CADA CATEGORIA ALIMENTICIA					
Especies	Artrópodos			Dico	Tvas	Otros
	Larva	Adulto	Mono			
<i>A.orphilus</i>	0.887	0.199	1.980	3.824	3.194	0.477
<i>M.minutus</i>	1.239	0.708	1.314	1.052	2.205	0.718
<i>T. kalinowskii</i>	0.718	0.581	1.099	0.607	0.619	0.514

* El coeficiente de variación incluye especies con 9 o más individuos.

Tabla 3. Variación de hábitos alimenticios en 5 especies de roedores de los Bosques Montanos de Huánuco, según la categoría alimenticia acorde con el sexo y la estación. Los promedios de consumo (P) son expresados en %, se muestra la desviación estándar (D.S.)

A. orophilus		N*	CATEGORIA ALIMENTICIAS											
			Artrópodos				Mono		Dico		Tvas		Otros	
			Larva		Adultos									
			P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S	P	D.S		
Sexo	Macho	23	17.47	14.78	72.36	15.60	1.85	4.20	0.35	1.46	0.21	0.41	7.76	3.84
	Hembra	14	11.86	11.06	78.65	13.30	1.58	1.83	0.27	0.70	0.58	1.75	7.06	3.17
Epoca de colecta	Seca	29	12.58	11.98	77.27	12.63	2.02	3.82	0.32	1.30	0.45	1.25	7.37	3.46
	Húmeda	8	25.36	15.26	65.58	19.57	0.78	1.45	0.31	0.88	0.00	0.00	7.96	4.19
M. altissimus														
Sexo	Macho	3	16.98	15.02	18.53	17.40	53.28	27.41	3.28	5.68	0.50	0.87	7.43	1.04
	Hembra	2	12.35	1.39	38.65	21.01	27.50	31.82	10.00	14.14	4.89	5.25	6.61	0.52
Epoca de colecta	Seca	5	15.13	10.94	26.58	19.58	42.97	28.78	5.97	8.93	2.26	3.61	7.10	0.90
	Húmeda	0	0.00	-	0.00	-	0.00	-	0.00	-	0.00	-	0.00	-
M.minutus														
Sexo	Macho	6	4.44	3.70	32.96	25.13	21.77	24.13	26.19	29.51	1.69	3.74	12.95	10.46
	Hembra	3	0.00	0.00	41.84	30.51	5.07	8.78	22.78	24.29	8.96	15.52	21.35	12.93
Epoca de colecta	Seca	4	3.19	3.82	37.80	22.88	20.09	23.19	6.27	9.46	9.04	12.67	23.62	11.18
	Húmeda	5	2.78	3.98	34.42	29.92	13.10	21.81	40.08	26.21	0.17	0.37	9.46	7.10
T.notatus														
Sexo	Macho	1	4.52	-	0.00	-	0.00	-	85.12	-	0.00	-	10.36	-
	Hembra	5	1.79	0.37	1.80	2.46	72.15	40.34	9.13	18.97	8.75	19.56	6.39	1.19
Epoca de colecta	Seca	1	1.47	-	0.00	-	90.00	-	2.64	-	0.00	-	5.88	-
	Húmeda	5	2.40	1.23	1.80	2.46	54.15	49.44	25.62	38.12	8.75	19.56	7.28	2.07
T. kalinowskii														
Sexo	Macho	28	8.57	6.47	12.23	7.47	17.62	18.40	35.46	20.25	15.72	9.63	10.40	5.68
	Hembra	20	9.36	6.41	13.20	7.32	13.84	16.70	37.79	25.00	14.64	9.40	11.16	5.38
Epoca de colecta	Seca	48	8.90	6.39	12.63	7.34	16.04	17.63	36.43	22.12	15.27	9.45	10.72	5.51
	Húmeda	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Tabla 4. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada categoría alimenticia según sexo y época de colecta.

		CV PARA CADA CATEGORIA ALIMENTICIA				
Especies	Artrópodos		Mono	Dico	Tvas	Otros
	Larva	Adulto				
<i>A. orophilus</i>						
Machos	0.846	0.216	2.267	4.216	1.933	0.495
Hembras	0.933	0.169	1.158	2.566	3.030	0.449
Seca	0.952	0.163	1.892	4.088	2.798	0.469
Húmeda	0.602	0.298	1.855	2.828	-	0.526
<i>M. minutus</i>						
Machos	0.832	0.762	1.109	1.127	2.217	0.808
Hembras	-	0.729	1.732	1.066	1.732	0.606
Seca	1.199	0.605	1.155	1.510	1.402	0.473
Húmeda	1.434	0.869	1.665	0.654	2.236	0.751
<i>T.kalinowskii</i>						
Machos	0.755	0.611	1.045	0.571	0.613	0.547
Hembras	0.685	0.555	1.206	0.661	0.642	0.482
Seca	0.718	0.581	1.099	0.607	0.619	0.514
Húmeda	-	-	-	-	-	-

Tabla 5. Lista de artrópodos presentes en la dieta de los roedores examinados.

CLASE	ORDEN	FAMILIA
Insecta	Coleoptera	Carabidae
		Coccinellidae
		Curculionidae
		Scarabaeidae
	Hemiptera	Pentatomidae
		Cicadelidae
	Lepidoptera	Nymphalidae
	Diptera	Cecidomyiidae
	Hymenoptera	
	Phthiraptera	
Diplura	Diplura	
Arachnida		

Tabla 6. Lista de plantas consumidas por los roedores examinados

CLASE	ORDEN	FAMILIA	Partes encontradas
Monocotyledoneae	Poales	Cyperaceae	hoja-epidermis, tallo, fruto
		Poaceae	hoja-epidermis, tallo, fruto, espigilla glumas-lemnas, raíz, semilla
Dicotiledoneas	Asterales	Asteraceae	hoja-epidermis, aquenios semilla, fruto
	Piperales	Piperaceae	semillas
	Solanales	Solanaceae	hoja-epidermis, semilla pericarpo de fruto
			hoja-epidermis, tallo, raíz, pericarpo de fruto estambres de pericarpo del pedunculo de una flor

Thomasomys kalinowskii fue principalmente herbívoro pues representó el 67.7% (Fig. 7D) de su dieta en consumo vegetal, y de éste, el 36.4 % fue representado por semillas Tabla 1) pertenecientes a la familia Piperaceae de dicotiledóneas (Tabla 6).

Para obtener resultados estadísticamente significativos solamente fueron incluidos aquellas especies que contenían 9 o más individuos, para usar el coeficiente de variación (CV), (ver Solari, 2007).

El más bajo CV obtenido para *Akodon orophilus* corresponde a la categoría adultos de artrópodos con 19.9%, así se confirma la alta preferencia para esta categoría alimenticia (Tabla 2); al analizar el CV en relación a época de colecta se obtuvo alta preferencia por adultos de artrópodos durante la época seca y, en relación al sexo tanto los machos como las hembras mostraron preferencia por dicha categoría, en *M. minutus* y *T. kalinowskii* no se observó ninguna preferencia por alguna categoría alimenticia al comparar entre machos y hembras, tampoco entre las épocas seca y húmeda (Tabla 4).

El análisis de anova señala diferencias significativas alta entre las especies ($F=129.257$, $df=4$, $p=0.000$) para el consumo de artrópodos adultos. En múltiples comparaciones mediante Tukey HSD, muestra media significativa al nivel 0.5; con respecto al recurso artrópodo larva; *Akodon orophilus* indica diferencias significativas altas, comparado con *M. minutus* $p=0.007$, comparado con *T. notatus* $p=0.020$ y con *T. kalinowskii* $p=0.022$, datos que también son corroborados con el ajuste de Bonferroni; en cuanto al consumo artrópodo adulto *A. orophilus* muestra alta diferencia significativa con todas las especies. Con lo que se deduce que las dietas son diferentes y posiblemente con los recursos

señalados no hay competencia entre las especies. Asimismo podemos señalar las diferencias significativas entre *M. altissimus*, *T. notatus* $p=0.000$ y *T. kalinowskii* $p=0.004$ con respecto a *A. orophilus* por el consumo del recurso monocotiledóneas (Tabla 12).

Uso y sobreposición de recursos alimenticios

Basado en los datos de amplitud de nicho (Índice Levins) se obtuvo un rango desde 1.70 en *Akodon orophilus* hasta 4.61 en *Thomasomys kalinowskii* (Tabla 7). Los valores del Índice de Levins tienden a un máximo cuando los recursos son usados en similares proporciones, este caso se da cuando la especie no discrimina entre los recursos. Es así que en una escala relativa, estos valores sugieren que dentro del grupo evaluado, *Akodon orophilus* actúa como un “especialista”, mientras que *T. kalinowskii* como “generalista”.

Medidas de sobreposición de nicho presentaron un rango con valores muy bajos (Tabla 8) (0.06, entre *A. orophilus* y *T. notatus*) hasta bastante altos (0.95, entre *M. altissimus* y *M. minutus*). Los valores altos representan alta sobreposición y es indicativo de similitud entre las dietas de estas especies y puede sugerir posible competencia por alimento entre ellas. En general estos valores soportan la idea que en estos dos oryzominos hay similar dieta compuesta en material vegetal.

Además se observó variación estacional en el consumo del recurso artrópodo adulto en *A. orophilus*, por el gran consumo de éstos en época seca. (Se resalta que esto se podría encontrar influenciado a la cantidad de ejemplares examinados que corresponden en su gran mayoría a colectas en época seca).

Tabla 7. Amplitud de Nicho para cada especie, expresado mediante el índice de Levins.

Especies	Amplitud de Nicho
<i>A. orophilus</i> (N=37)	1.70
<i>M. altissimus</i> (N=5)	3.48
<i>M. minutus</i> (N=9)	4.08
<i>T. notatus</i> (N=6)	2.38
<i>T. kalinowskii</i> (N=48)	4.61

Tabla 8. Valores de los Índices de Sobreposición de nicho para pares de especies, en base a sus hábitos alimenticios.

Pares de Especies	Índices	
	Pianka	Morisita
<i>A. orophilus</i> - <i>M. altissimus</i>	0.572	0.537
<i>A. orophilus</i> - <i>M. minutus</i>	0.759	0.693
<i>A. orophilus</i> - <i>T. notatus</i>	0.063	0.062
<i>A. orophilus</i> - <i>T. kalinowskii</i>	0.088	0.3
<i>M. altissimus</i> - <i>M. minutus</i>	0.741	0.738
<i>M. altissimus</i> - <i>T. notatus</i>	0.822	0.807
<i>M. altissimus</i> - <i>T. kalinowskii</i>	0.596	0.59
<i>M. minutus</i> - <i>T. notatus</i>	0.536	0.517
<i>M. minutus</i> - <i>T. kalinowskii</i>	0.816	0.815
<i>T. notatus</i> - <i>T. kalinowskii</i>	0.657	0.623

Análisis de la morfología estomacal

Morfología interna del estómago

Todos los géneros estudiados presentan estómagos de tipo unilocular-hemiglandular, descritos por Carleton (1973) como: “....de una sola cámara, con una incisura angularis superficial que escasamente se extiende más allá de la abertura del esófago. El corpus es espacioso, con un fórnix ventricularis ancho, el epitelio cornificado se encuentra en el corpus y el epitelio glandular es limitado mayormente al antrum. El pliegue limitante corta la curvatura menor en el ápice de la incisura angularis y a la curvatura mayor en un lugar opuesto a ésta”. Sin embargo, existen variaciones en este tipo, aunque en *Phyllotis* y *Akodon* esta condición se cumple característicamente con la descripción dominante entre los sigmodontinos (Carleton, 1973).

La diferencia más pronunciada entre las especies examinadas fue profundidad de la incisura angularis. La longitud de la incisura angularis, expresado como una proporción de la distancia de la abertura del esófago hacia la gran curvatura, fue más grande para *Thomasomys kalinowskii* y más corta para *Microryzomys altissimus* y *Akodon orophilus* (Tabla 9).

Tabla 9. Longitud para 5 caracteres medidos en la morfología del estómago de las especies examinadas. Expresados como promedio (P), se muestra la desviación estandar (D.S.) y los valores máximo y mínimo para cada carácter medido.

ESPECIES	CARACTERES MORFOLOGICOS MEDIDOS (mm)														
	Lt			Ag			Aa			Li			Lu		
	P	D.S.	min-máx	P	D.S.	min-máx	P	D.S.	min-máx	P	D.S.	min-máx	P	D.S.	min-máx
<i>A. orophilus</i> (n=48)	16.96	3.44	10.80-25.36	15.23	2.31	10.55-20.70	16.07	2.98	9.56-24.26	0.96	0.52	0.20-2.79	10.05	2.37	6.30-15.44
<i>M. altissimus</i> (n=10)	15.77	3.18	10.60-19.75	13.10	2.12	10.16-16.70	14.50	2.54	11.41-18.26	0.87	0.39	0.56-1.93	9.20	2.51	6.10-13.45
<i>M. minutus</i> (n=11)	15.09	3.50	8.82-20.36	13.15	2.96	6.68-17.44	15.00	3.72	8.93-20.09	1.15	0.59	0.44-2.38	9.61	2.61	4.84-12.98
<i>T. notatus</i> (n=8)	18.82	3.68	15.22-25.38	16.37	3.07	13.15-21.74	18.84	4.65	13.50-26.74	1.45	0.64	0.39-2.37	9.85	2.78	6.75-14.24
<i>T. kalinowskii</i> (n=42)	22.87	3.05	18.36-30.58	19.12	2.69	14.71-25.38	21.67	3.27	14.15-28.80	1.59	0.73	0.66-3.31	11.42	2.60	6.04-16.84

Los caracteres morfológicos que muestran variabilidad: Longitud de la incisura angularis y Longitud de unión del esófago a la gran curvatura (Lu); en *A. orophilus* Li varia de 0.20 a 2.70 mm, en *M. altissimus* Li varia de 0.56 a 1.93 mm y Lu de 6.10 a 13.45, en *M. minutus* Li varia de 0.44 a 2.38 mm y Lu de 4.84 a 12.98 mm; en *T.kalinowskii* Li varía de 0.66 a 3.31 mm (Fig. 8)

Para obtener resultados estadísticamente significativos solamente fueron incluidos aquellas especies que contenían 9 o más individuos, para usar el coeficiente de variación (CV), (ver Solari, 2007).

El más bajo CV para *A. orophilus* corresponde al carácter Altura de la cámara glandular (15.2 %), *M. altissimus* y *M. minutus* también presentaron valores bajos para dicho carácter (16.2 % y 22.5%), y en *Thomasomys kalinowskii* fue para la Longitud total del estómago (13.3%), lo cual indica que estos caracteres muestran menor grado de variación y se encuentran constantes en comparación con la Longitud de la incisura angularis (Li) y de la Longitud del al unión del esófago a la Gran Curvatura. (Lu) (Tabla 10).

Visto la cara interna del estómago, se revela la presencia de constricciones en algunos ejemplares examinados de *Microryzomys* y *Thomasomys notatus* (Fig. 8)

Tabla 10. Coeficiente de variación (CV) calculado para cada carácter morfológico en los estómagos de las especies examinadas.

ESPECIES	CV para Caracteres Morfológicos				
	Lt	Ag	Aa	Li	Lu
<i>A. orophilus</i> (n=48)	0.20	0.15	0.19	0.54	0.24
<i>M. altissimus</i> (n=10)	0.20	0.16	0.18	0.45	0.27
<i>M. minutus</i> (n=11)	0.23	0.22	0.25	0.51	0.27
<i>T. kalinowskii</i> (n=42)	0.13	0.14	0.15	0.46	0.23

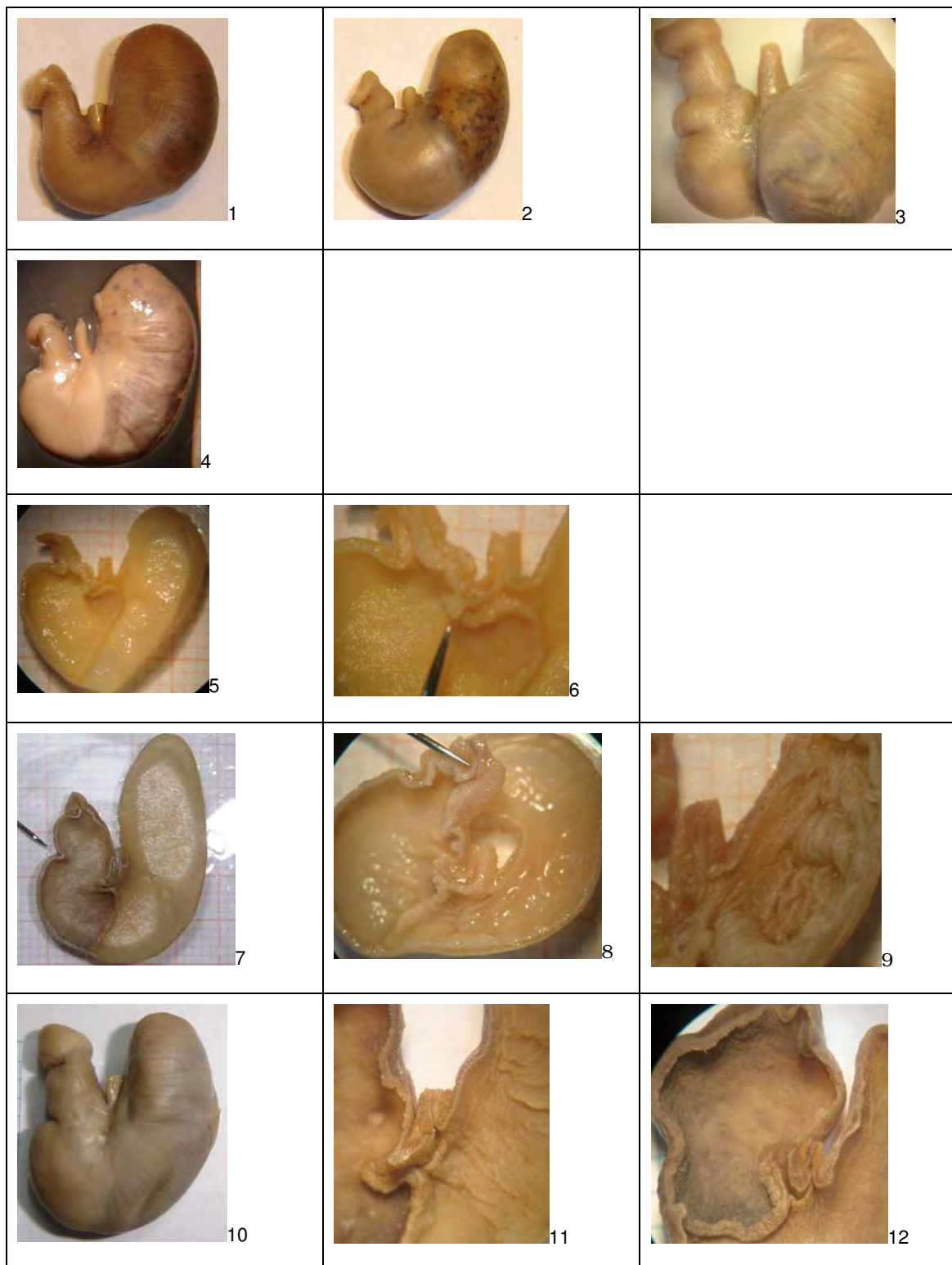


Fig. 8. Galería de fotos que muestran la morfología externa e interna del estómago de los roedores examinados: 1al 3 *Akodon orophilus*, 4. *Microryzomys altissimus*, 5 y 6 *M. minutus*, 7 al 9 *Thomasomys notatus*, 10 al 12 *T. kalinowskii*.

Relación entre la morfología del estómago de los roedores y los tipos de dieta que presentan

Una alta proporción (90.1 %) en el consumo de artrópodos (adultos mas larvas) fue registrada para los *Akodon orophilus*, con estómago que presentó variación en el carácter de Longitud de la incisura angularis (Li) que van desde 0.20 a 2.79 mm manteniendo los otro cuatro caracteres morfológicos estables (Tabla 9)

De otro lado *Microryzomys* tuvo una evidente tendencia hacia la dieta omnívora con una alta proporción de materia vegetal y artrópodos. Tanto *M. altissimus* como *M. minutus*, muestran una alta variabilidad hacia el carácter Li y Lu (Tabla 10).

Thomasomys se muestra herbívoro con una proporción alta de consumo de semillas de dicotiledóneas y este tipo de dieta va acompañada de un estomago típico que muestra alta variabilidad en el carácter Li entre 0.66 y 3.31 mm y además la cámara glandular muestra diferencias en su morfología externa, que explicaría el tipo de dieta encontrada.

6. DISCUSIÓN

Aún cuando todas las especies incluídas son referidas como Sigmodontinae (Rodentia: Muridae; Musser y Carleton, 1993), se enfatizan los resultados en el grupo Akodontini por ser el grupo dominante en este estudio, pues fue el más colectado dentro de los bosques montanos de Huánuco. Reig (1986), considera a los Oryzomyini como el grupo ancestral que habría dado origen a los Akodontini y Phyllotini, hecho por el cual se puede esperar dietas e incluso morfología similares.

La dieta se identificó como tipo insectívoro para *A. orophilus*, reportes previos para *A. boliviensis* señalan a este género como netamente insectívoro (Dorso, 1972); dieta herbívoro para *T. notatus* y con el consumo principalmente de semillas para *T. kalinowskii*, Suárez (1994) señala que la alta proporción de semillas y tejidos de las plantas en el estómago estaría asociado a la fácil obtención de energía para su mantenimiento a comparación de una dieta basada en proteínas; dieta omnívora se obtuvo para *M. altissimus* y *M. minutus*.

La importancia de los componentes de la dieta no puede juzgarse sólo a partir de su abundancia en los contenidos estomacales, ya que algunos elementos poco frecuentes en la dieta pueden contribuir con elementos indispensables para la nutrición de los animales (Schmidt-Nielsen, 1997). Por otra parte las proporciones obtenidas de análisis del estómago pueden no representar siempre las condiciones frescas del volumen, según lo asumido a priori en todos los estudios conocidos (Hansson, 1970).

Basado en los datos de amplitud de nicho (Índice Levins), estos valores sugieren que dentro del grupo evaluado, *Akodon orophilus* actúa como un “especialista”, mientras que *T. kalinowskii* como “generalista”.

Medidas de sobreposición de nicho presentaron un rango con valores bastante altos entre *M. altissimus* y *M. minutus*, lo que es indicativo de similaridad entre las dietas de estas especies y puede sugerir posible competencia por alimento entre ellas. En general estos valores soportan la idea que en estos dos oryzominos hay similar dieta compuesta en material vegetal.

Además se observó variación estacional en el consumo del recurso artrópodo adulto en *A. orophilus*, por el gran consumo de éstos en época seca. (Se resalta que esto se podría

encontrar influenciado a la cantidad de ejemplares examinados que corresponden en su gran mayoría a colectas en época seca).

Un estómago unilocular-hemiglandular es la condición común entre los roedores examinados. Pacheco (2003) señala que este tipo de estómago esta presente en todos los akodontinos (excepto *Oxymycterus*), todos los oryzomyines, todos los phyllotines, Sigmodon y todos los thomasomyines (excepto *Aepeomys*, *Thomasomys erro* y algunas poblaciones de *T. aureus*), además la variabilidad de la morfología estomacal en *Thomasomys aureus* estaría de acuerdo con otros caracteres que sugieren que este taxa es un complejo de especies.

Todos los géneros estudiados presentaron variabilidad en los 5 caracteres morfológicos, a pesar de ello todos quedan dentro del modelo unilocular-hemiglandular; las variables estadísticamente significantes de acuerdo a CV fue para el carácter Longitud de la incisura angularis en las 5 especies estudiadas. Al respecto, Carleton (1981) señala que un incremento en el volumen del forráis ventriculares exteriormente tiene acompañados cambios en la incisura angulares; sin embargo es dificultoso demostrarlo satisfactoriamente en vista de la extrema distensibilidad de la sección del corpus, el cual varia acorde a la cantidad de alimento contenido. Cambios en la mucosa gástrica, profundidad de la incisura angularis y tamaño del fórnix ventricularis generalmente han evolucionado simultáneamente pero esto no es siempre verdadero (Carleton, 1973).

Se reporta la presencia de constricciones peculiares en la morfología interna del estómago de 2 *Microryzomys altissimus*, 1 *Microryzomys minutus* y 3 *Thomasomys notatus*. La presencia de tres constricciones en algunos ejemplares examinados de roedores, puede ser interpretada como un esbozo de un estómago tricameral (ver Spotorno, 1976). Este tipo de estómagos se han descrito en algunos ejemplares de ciertas especie de roedores del género *Phyllotis*, siendo interpretados como una especialización a la herbivoría (Spotorno, 1976) o como una adaptación para la utilización más eficiente del alimento (Simonetti y Spotorno, 1981). Debido a que no todos los ejemplares presentaron las tres constricciones (mayor, menor y pre-pilórica), la interpretación del rol fisiológico de estas constricciones necesita una investigación más profunda que permita discriminar entre plasticidad fenotípica y adaptación del carácter.

Las variaciones de la dieta son significativas para *A. orophilus* en cuanto a sexo ya que las hembras prefieren los adultos de artrópodos pero en relación a la época de colecta no se observaron preferencias. La dieta de *Thomasomys* al ser herbívora se relaciona con la

morfología que señala variaciones en las estructuras internas, posiblemente como mecanismo de adaptación para este tipo de dieta. En *Microryzomys* donde observamos una dieta tipo omnívora también encontramos un amplio grado de variación para el carácter Li y para Lu, ésta separa dos áreas en el interior del estómago (epitelio glandular y epitelio escamoso cornificado) y donde se observó disminución del área glandular, característico para especies descritas como herbívoras por Carleton (1989). Pero Rouaux (2003) sugiere que es poco probable que la acción mecánica del alimento sobre las paredes del estómago resulte en un incremento del área con epitelio cornificado.

7. CONCLUSIONES

Akodon orophilus es insectívoro (90.1 % del volumen de la dieta) con preferencia hacia los artrópodos adultos (CV= 19.9%) pertenecientes en su mayoría al orden Coleoptera. Se le califica como un especialista al obtener el valor más bajo con el Índice de Levins (B=1.70).

Thomasomys notatus consume predominantemente vegetales 89.21% representado en su mayoría por monocotiledóneas.

Microryzomys altissimus y *Microryzomys minutus* mostraron una clara tendencia a la omnivoría con un alta proporción de vegetales totales en dieta, 51.2% y 45.4% respectivamente; además del consumo de artrópodos adultos que en promedio fue 35.92% para *M. altissimus* y 26.58 % en *M. minutus*.

Thomasomys kalinowskii es herbívoro (67.8% del volumen en dieta) representado en su mayoría por semillas dicotiledóneas de la familia Piperaceae. Se le califica como un generalista, no discrimina entre los recursos, al obtener el valor más alto con el Índice de Levins (B=4.61).

La morfología del estómago en *Akodon orophilus*, *Microryzomys altissimus*, *M. minutus*, *Thomasomys notatus* y *T. kalinowskii* mantiene al patrón unilocular -hemiglandular con cierto grado de variación en la longitud en el carácter incisura angularis que va desde 0.20 a 2.79 mm en *A. orophilus* hasta 0.66 a 3.31 mm en *T. kalinowskii*.

Se reporta la presencia de constricciones peculiares a manera de pliegues y/o barras en el corpus y antrum del estómago (morfología interna) observado en 2 ejemplares de *Microryzomys altissimus*, 1 ejemplar de *Microryzomys minutus* y en 3 ejemplares de *Thomasomys notatus*; que han sido interpretados en otras especies de roedores como una adaptación a la dieta herbívora. La interpretación del rol fisiológico de estas constricciones necesita una investigación más profunda que permita discriminar entre plasticidad fenotípica y adaptación del carácter.

El análisis del contenido estomacal en *Microryzomys altissimus*, *Microryzomys minutus* y *Thomasomys notatus* se correlaciona con los caracteres estomacales observados en relación a su dieta; así la Longitud de la cámara aglandular (epitelio escamoso cornificado) es mayor que la cámara glandular, lo que relaciona con la dieta herbívora.

Akodon orophilus en relación a la época de colecta, se observó preferencia ($CV < 0.25$) para el consumo de artrópodos adultos y en cuanto a sexo tanto machos como hembras prefieren el consumo de ésta categoría. En el género *Microryzomys* no se obtienen datos de variaciones según sexo y época debido a la muy baja cantidad de individuos por especie a analizar, lo mismo para *Thomasomys notatus*. *Thomasomys kalinowskii* no mostró alguna preferencia alimenticia entre machos ni hembras ni entre épocas de colecta para las categorías alimenticias. Cabe resaltar que el presente estudio fue realizado con ejemplares que correspondieron en su mayoría a colectas en época seca.

En general, se concluye que dieta se reflejó en diversas variaciones en los caracteres de la morfología estomacal, posiblemente éstos caracteres no sean constantes en todas las especies por lo que se recomienda investigaciones a nivel fisiológico en dichas variaciones.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Brandán, Z. J. 1995. Contribución al conocimiento de la dieta de *Akodon simulator* (Thomas, 1916) (Rodentia: Cricetidae). *Acta Zoológica Lilloana*, 43(1): 73-79.
- Carleton, M.D. 1973. A survey of gross stomach morphology in New World Cricetinae (Rodentia, Muroidea) with coments on functional interpretations. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 146:1-43.
- Carleton, M.D. 1981. A survey of gross stomach morphology in Microtinae (Rodentia: Muridae). *Zeitschrift fur Säugetierkunde*, 46: 93-108.
- Carleton, M.D. y G. Musser. 1989. Systematic studies of Oryzomyine rodents (Muridae, Sigmodontinae): A sinopsis of *Microryzomys*. *Bulletin of American Museum of natural History*, 191: 1- 83.
- Caroline, J., M.S. Gross y D.M. Spillman. 2003. Fiber Digestion in Mammals. *Pakistan Journal of Biological Sciences*, 6(17): 1564-1573.
- Clark, D.R. y C.M. Bunck. 1991. Trends in North American small mammals found in common barn owl dietary studies. *Canadian Journal of Zoology* 69:3093-3102.
- Dellafiore, C. y J. Polop. 1994. Feedings habits of *Calomys musculinus* in the crop fields and its borders. *Mastozoología Neotropical*, 1: 45-50.
- Dorst, J. 1972. Morphologie de l'estomac et regime alimentaire de quelques rongeurs des hautes Andes du Perou. *Mammalia*, 36(4): 647-656.
- Eisenberg, J.F. y K.H. Redford. 1999. *Mammals of the Neotropics*. Vol.3, The University of Chicago Press, Chicago and London.
- Ellis, B.A., J.Mills, E. Kennedy, J. Maiztegui y J. Childs. 1994. The relationship among diet, alimentary tract morphology, and life history for five species of rodents from the central Argentine pampa. *Acta Theriologica* 39(4): 345-355.
- Emmons, L. H., y F. Feer. 1997. *Neotropical Rainforest Mammals, a Field Guide*. Second Edición. University of Chicago Press, Chicago and London, 307pp.
- Giannoni, S.M., C. Borghi, M. Dacar y C.M. Campos. 2005. Main food categories in diets of sigmodontine rodents in the monte (Argentina). *Mastozoología Neotropical*, 12(2): 181-187.
- Guabloche, A., M. Arana y O.E. Ramirez. 2002. Diet and gross gastric morphology of *Oryzomys xantheolus* (Sigmodontinae, Rodentia) in a Peruvian Loma. *Mammalia*, T.66, 3:405-411.
- Hansson, L. 1970. Methods of morphological diet micro-analysis in rodents. *Oikos* 21:255-266.

Horn, H.S. 1966. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies. *American Naturalist* 100:419-424.

Janos, D. P., C. T. Sahley y L. H. Emmons. 1995. Rodent dispersal of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in Amazonian Perú. *Ecology*, 76(6): 1852-1858.

Krebs, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York. 654 pp.

Korn, H. 1992. Intestine lengths of southern African savanna rodents and insectivores: intra- and interspecific comparison. *Journal of Zoology*, London 228:455-460.

Levins, R. 1968. *Evolution in Changing Environments: Some Theoretical Explorations*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA. 120pp.

López-Cortés, F., A. Cortés, E. Miranda y J. Rau. 2007. Dietas de *Abrothrix andinus*, *Phyllotis xanthopygus* (Rodentia) y *Lepus europaeus* (Lagomorpha) en un ambiente altoandino de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80: 3-12.

Luna, L. y B. Patterson. 2003. A remarkable New Mouse (Muridae: Sigmodontinae) from Southeastern Peru: with comments on the affinities of *Rhagomys rufescens* (Thomas, 1886). *Fieldiana Zoology New Series*, 101: 1-24.

Manson, R., R. Ostfeld y C. Canham. 2001. Long-term effects of rodent herbivores on tree invasion dynamics along forest-field edges. *Ecology*, 82 (12): 3320-3329.

Meserve, P. L. 1981. Trophic relationship among small mammals in a Chilean semiarid thorn scrub community. *Journal of Mammalogy* 62: 304-314.

Musser, G. G. y M. D. Carleton. 1993. Family Muridae. Pp 501-755 in *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*, Second edition (D.E. Wilson and D. M. Reeder, eds.). Smithsonian Institution Press, Washington DC. 1206 pp.

Myers, P. y M.D. Carleton. 1981. The species of *Oryzomys* (oligoryzomys) in Paraguay and the identity of Azara's "Rat sixieme ou rat a Tarse Noir". *Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan*, 161: 1-41.

Myers, P., J. Patton y M. Smith. 1990. A Review of the *Boliviensis* group of *Akodon* (Muridae: Sigmodontinae), with emphasis on Peru and Bolivia. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan*, 177: 1-104.

Pacheco, V. 2002. Mamíferos del Perú. *En: Diversidad y Conservación de los Mamíferos Neotropicales* (G. Ceballos y J.A. Simonetti, Eds.), pp. 503-549. CONABIO-UNAM, México D.F., México.

Pacheco, V. 2003. Phylogenetic analyses of the Thomasomyini (Muroidea: Sigmodontinae) based on morphological data. A dissertation submitted to the Graduate Faculty in Biology in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy, The City University of New York.

Pacheco, V., L. Arias, U. Paredes, C. Chung, A. Vásquez Sone, M. Villalobos y M. Zagal. 2001. Pequeños mamíferos como indicadores de la biodiversidad e impacto ambiental en bosques montanos: selva central del Perú. X Reunión Científica ICBAR. Fac. de CC. Biológicas, UNMSM. Pp.32.

Pacheco, V., L. Arias, C. Aguilar, H. Beltrán, J. Cordova, H. Quintana, J. Mattos, D. Rodríguez, I. Salinas, J. Suárez, A. Vásquez, P. Velazco y L. Villalobos. 2002a. Biodiversidad y conservación de la Cordillera Carpish, Huánuco, Perú. Libro de Resúmenes, XI RC ICBAR, Fac. de CC. Biológicas, UNMSM. Pp. 146.

Pacheco, V., L. Arias, H. Quintana, A. Vásquez, P. Velazco y L. Villalobos. 2002b. Biodiversidad de mamíferos en la Cordillera de Carpish, Huánuco, Perú. Libro de Resúmenes, XI RC ICBAR, Fac. de CC. Biológicas, UNMSM. Pp. 69.

Pacheco, V., H. De Macedo, E. Vivar, C. Ascorra, R. Arana-Cardó y S. Solari. 1995. Occasional papers in Conservation Biology. Lista anotada de mamíferos peruanos. Ocasional Paper N°. 2. Conservation Internacional.

Pacheco, V., M. Peralta, C. Jiménez, S. Velazco, S. Mori, C. Tello, L. Huamaní, D. Vivas y R. Ledesma. 2006. Biodiversidad, conservación, impacto ambiental y Macrozonificación de los Bosque Montanos del departamento de Huánuco. Informe técnico final presentado a la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

Patton, J. y Smith, . 1992. Evolution and systematics of Akodontine rodents (Muridae: Sigmodontinae) of Perú, with emphasis on the genus *Akodon*. Pp. 83-103 in Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú (Young, K.R. y Valencia, eds.). Memorias del Museo de Historia Natural, UNMSM 21: 1-227.

Pianka, E. R.1973. The structure of lizard communities. Annual Review of Ecology and Systematics 4:53-74.

Pizzimenti, J. y R. De Salle. 1980. Dietary and morphometric variation in some Peruvian rodent communities: the affect of feeding strategy on evolution. Biological Journal of Linnean Society 13: 263-285.

Reig, O. A. 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-439 in High Altitude Tropical Biogeography (Vuilleumeier, F., and M. Monasterio, eds.). Oxford University Press, New York, New York, USA.

Rouaux, R., C. Giai, N. Fernández, V. Bianco y L.J.M. De Santis. 2003. Estructura del estómago de en *Akodon azarae* y *Calomys musculus* (Rodentia; Muridae). Mastozoología Neotropical, 10(1): 115-121.

Sale, P. F. 1974. Overlap in resource use, and interspecific competition. Oecologia 17:245-256.

Schmidt-Nielsen, K. 1997. Animal physiology: adaptation and environment. 5th ed. Cambridge University Press, Cambridge. 607 pp.

Shomita M., S.P. Goyal, A.J.T. Johnsingh y M.R.P. Leite Pitman. 2004. The importance of rodents in the diet of jungle cat (*Felis chaus*), caracal (*Caracal caracal*) and golden jackal (*Canis aureus*) in sariska Tiger Reserve, Rajasthan, India. Journal of Zoology, 262: 405-411.

Simonetti, J. y A. Spotorno. 1981. Divergencia adaptativa en la radiación filotina. Medio Ambiente (Chile) 5: 88-95.

Spotorno, A. 1976. Análisis taxonómico en tres especies altiplánicas del género *Phyllotis* (Rodentia: Cricetidae). Anales del Museo de Hist. Nat. de Chile 9:141-161.

Solari, S. 1997. Relaciones tróficas en una comunidad de roedores altoandinos en el Parque Nacional Manu. Tesis para optar el Título Profesional de Biólogo con mención en Zoología. UNMSM.

Solari, S. 2007. Trophic relationship within a highland rodent assemblage from Manu National Park, Cusco, Perú. Pp. 225-240 in The Quintessential Naturalist: Honoring the life and legacy of Oliver P. Pearson (Kelt, D.A., E.P. Lessa, J. Salazar-Bravo, and J.L. Patton, eds.). University of California Publications in Zoology 134: 1-981.

Suarez, O. V. 1994. Diet and habitat selection of *Oxymycterus rutilans* (Rodentia, Cricetidae). Mammalia, 58(2): 225-234.

Tirira, D. 2007. Guía de campo de los mamíferos del Ecuador. Ediciones Murciélagos Blanco. Publicación especial sobre los mamíferos del Ecuador 6. Quito. 576 pp.

Vorontsov, N. N. 1961. Variation in the transformation rates of organs of the digestive systems in rodents and the principle of functional compensation. Evolutionary Morphology: 49-52 (translated from Doklady Akad). Nauk SSSR, Vol.136, 6: 1494-1497.

Voss, R. S. y L. Emmons. 1996. Mammalian diversity in Neotropical lowland rainforests: a preliminary assessment. Bulletin of the American Museum of Natural History, 230: 1-115.

Young, K. R. y N. Valencia. 1992. Introducción. Los Bosques Montanos del Perú. Pp. 5-9 en: Biogeografía, Ecología y Conservación del Bosque Montano en el Perú (Young, K.R. y Valencia, eds.). Memorias del Museo de Historia Natural, UNMSM 21: 1-227.

Weksler, M. 2006. Phylogenetic relationship of oryzomyine rodents (Muroidea: Sigmodontinae): Separate and combined analyses of morphological and molecular data. Bulletin of American Museum of natural History, 296: 1-149.

Weksler, M., A.R. Percequillo y R. Voss. 2006. Ten new genera of Oryzomyine rodents (Cricetidae: Sigmodontinae). American Museum Novitates, 3537: 1-29.

© Data Mining Institute, S.L. 1997-2004.

URL:<http://www.estadistico.com/dic.html?q=tukey&mod=111>. Consultado el 27 de junio del 2008.

9. ANEXOS

9.1 Descripción de las especies mamíferas incluidas

Akodon orophilus Osgood, 1913

Conocido como ratón campestre montañoso (Pacheco *et al.*, 1995). Presenta el dorso de color marrón oliva oscuro, con la punta de los pelos marrón rojizo y la base gris oscura; miden en promedio 168 mm de longitud y pesan 27g en promedio (Tirira, 2007). Su distribución se reporta para la vertiente oriental, norte y centro; San Martín, Puerta del Monte; Huánuco, Unchog (Pacheco, 2002).

Microryzomys altissimus (Osgood, 1933)

Pequeño roedor caracterizado por su presentar una cola extremadamente larga (semejante a *M. minutus*) (Eisenberg, 1999). Conocido como ratoncito arrozalero de altitud (Pacheco *et al.*, 1995). Se caracteriza por tener dorso marrón oliva; región ventral de color gris amarillento, claramente diferente a la espalda; cola larga y notoriamente bicolor, más oscura por arriba; patas posteriores blancuzcas por arriba; miden de 172 a 196 mm de longitud, con un peso promedio de 15g. (Tirira, 2007). La especie se encuentra a grandes elevaciones en los Andes de Colombia, Ecuador y Perú. Aunque se le puede encontrar simpátricamente con *M. minutus*; *M. altissimus* tiende a elevaciones más altas y se le reporta de 2500 a 4000msnm. (Eisenberg, 1999).

Microryzomys minutus (Tomes, 1860)

Es una especie pequeña, conocido como ratoncito arrozalero diminuto (Pacheco *et al.*, 1995). Dorso de marrón amarillento leonado a rojizo; región ventral de color amarillento o anaranjado, apenas diferente de la espalda; cola proporcionalmente más larga que en el ratón arrozalero de altitud (*M. minutus*), de color uniforme o muy ligeramente bicolor, patas posteriores marrones por arriba; su longitud varía de 190 a 210 mm y con un peso que varía en promedio de 10 a 24 g. (Tirira, 2007). Su distribución abarca los Andes de Perú y Ecuador (Eisenberg, 1999).

Thomasomys notatus Thomas, 1917

Conocido como ratón montarraz marcado (Pacheco *et al.*, 1995). Tiene un dorso marrón claro, vientre blanco y la base de los pelos ventrales son de color gris; miden de 183 a 242 mm y en promedio pesan 36 g.; la localidad tipo esta en Torontoy, Cusco (ver Eisenberg, 1999) y se conoce su distribución en la vertiente oriental, centro y sur; Huánuco, Cordillera Carpath; Cusco, Machu Picchu y Río Cosñipata (Pacheco, 2002).

Thomasomys kalinowskii (Thomas, 1894)

Conocido como ratón montarraz de Kalinowski (Pacheco *et al.*, 1995). El color general es gris parduzco y las patas blancas, está relacionado con *T. notatus*; la longitud total es 285 mm en promedio y su peso 48 g. en promedio; la localidad tipo está en el valle de Vitoc, Junín (ver Eisenberg, 1999) y se conoce su distribución en la vertiente oriental, centro; Huánuco, Panao; Ayacucho, Yuraccyacu (Pacheco, 2002).



Figura 9: Especies de pequeños mamíferos estudiados: A, *Akodon orophilus*; B, *Microryzomys altissimus*; C, *Microryzomys minutus*; D, *Thomasomys notatus* y E, *Thomasomys kalinowskii*.

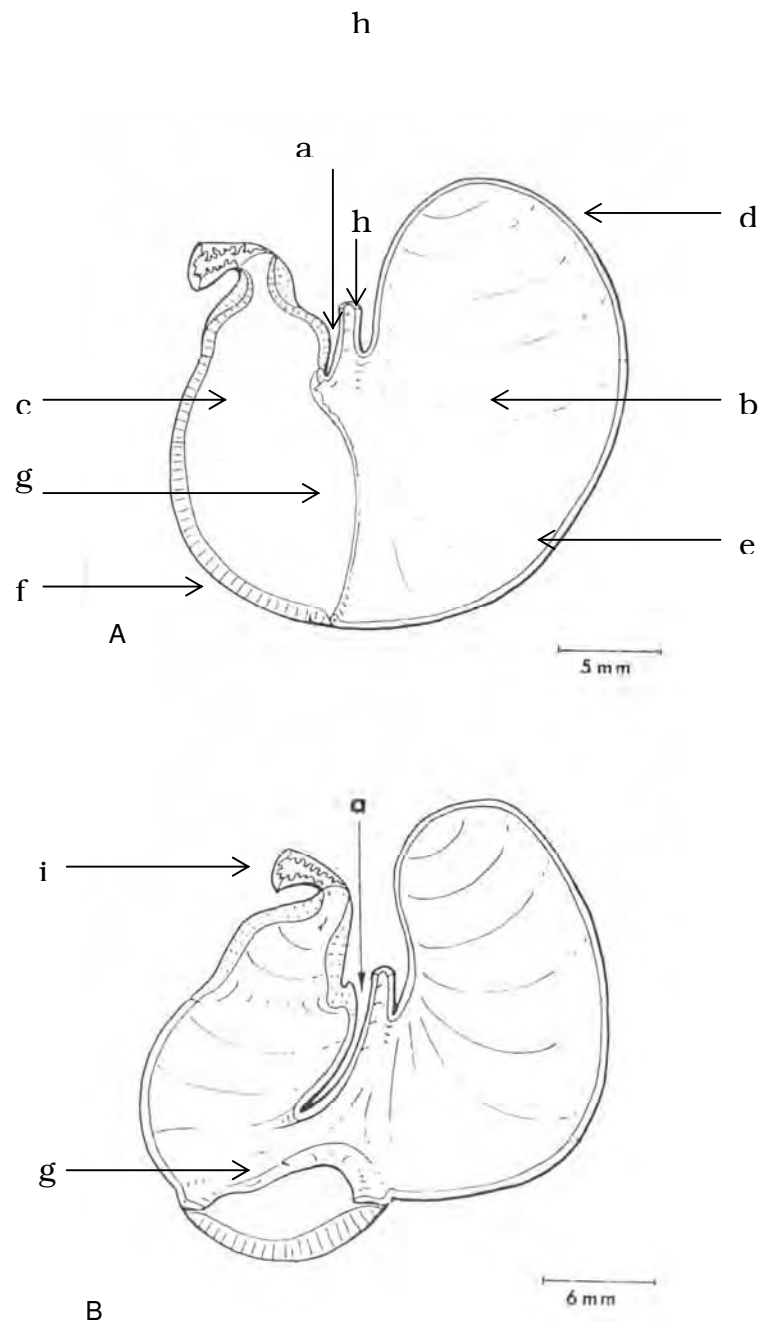


Figura 10: Diagrama de A). Estómago unilocular-hemiglandular y B). Estómago bilocular-discoglandular. Las características anatómicas indicadas son: a, incisura angulares; b, corpus; c, antrum; d, fornix ventricularis; e, epitelio escamoso cornificado; f, epitelio glandular; g, plica; h, extremo posterior del esófago; i, extremo anterior del duodeno

Tabla 11. Total de roedores empleados en el análisis

MUSM	GENERO	ESPECIE	SEXO	
22622	Akodon	orophilus	h	
22625	Akodon	orophilus	m	**
22628	Akodon	orophilus	h	*
22629	Akodon	orophilus	m	**
22630	Akodon	orophilus	m	**
22631	Akodon	orophilus	h	
22632	Akodon	orophilus	m	
22636	Microryzomys	altissimus	m	
22637	Microryzomys	altissimus	m	**
22640	Microryzomys	minutus	m	*
22641	Microryzomys	minutus	m	
22642	Microryzomys	minutus	m	
22644	Microryzomys	minutus	h	**
22645	Microryzomys	minutus	h	
22650	Thomasomys	kalinowskii	m	
22651	Thomasomys	kalinowskii	m	
22652	Thomasomys	kalinowskii	h	
22658	Thomasomys	kalinowskii	m	*
22661	Thomasomys	kalinowskii	h	*
22666	Thomasomys	kalinowskii	m	*
22672	Thomasomys	kalinowskii	m	
22675	Thomasomys	kalinowskii	h	
22684	Thomasomys	kalinowskii	m	
22685	Thomasomys	kalinowskii	m	
22689	Thomasomys	kalinowskii	m	
22691	Thomasomys	kalinowskii	h	
22694	Thomasomys	kalinowskii	h	
22695	Thomasomys	kalinowskii	m	
22700	Thomasomys	kalinowskii	h	*
22701	Thomasomys	kalinowskii	m	
22702	Thomasomys	kalinowskii	m	
22706	Thomasomys	kalinowskii	h	*
22709	Thomasomys	kalinowskii	h	
22710	Thomasomys	kalinowskii	h	
22712	Thomasomys	kalinowskii	m	
22716	Thomasomys	kalinowskii	m	
22726	Thomasomys	kalinowskii	h	*
22728	Thomasomys	kalinowskii	h	
22732	Thomasomys	kalinowskii	h	
22737	Thomasomys	kalinowskii	h	
22739	Thomasomys	kalinowskii	m	
22742	Thomasomys	kalinowskii	m	
22743	Thomasomys	notatus	h	
22747	Akodon	orophilus	h	
22748	Akodon	orophilus	m	

22753	Akodon	orophilus	m	
22754	Akodon	orophilus	m	
22759	Akodon	orophilus	h	**
22763	Akodon	orophilus	h	
22768	Akodon	orophilus	m	
22771	Akodon	orophilus	m	
22776	Akodon	orophilus	h	
22778	Akodon	orophilus	h	
22795	Microryzomys	altissimus	h	**
22796	Microryzomys	minutus	m	**
22819	Thomasomys	kalinowskii	m	
22832	Akodon	orophilus	m	
22834	Akodon	orophilus	m	**
22837	Akodon	orophilus	h	
22839	Akodon	orophilus	m	
22840	Akodon	orophilus	m	
22846	Akodon	orophilus	m	
22848	Akodon	orophilus	m	**
22850	Akodon	orophilus	m	
22851	Akodon	orophilus	m	
22852	Akodon	orophilus	m	
22853	Akodon	orophilus	h	**
22857	Akodon	orophilus	m	
22859	Akodon	orophilus	h	*
22862	Akodon	orophilus	m	
22863	Akodon	orophilus	m	**
22865	Akodon	orophilus	m	
22871	Akodon	orophilus	h	**
22874	Microryzomys	altissimus	h	
22876	Microryzomys	altissimus	h	**
22880	Microryzomys	altissimus	m	
22881	Microryzomys	altissimus	h	
22883	Microryzomys	altissimus	m	**
22884	Microryzomys	altissimus	m	
22886	Microryzomys	altissimus	m	**
22894	Thomasomys	kalinowskii	m	
22895	Thomasomys	kalinowskii	h	
22896	Thomasomys	kalinowskii	m	
22897	Thomasomys	kalinowskii	m	
22898	Thomasomys	kalinowskii	h	
22903	Thomasomys	kalinowskii	m	
22905	Thomasomys	kalinowskii	h	
22909	Thomasomys	kalinowskii	m	
22910	Thomasomys	kalinowskii	m	
22913	Thomasomys	kalinowskii	m	
22920	Akodon	orophilus	m	
22922	Akodon	orophilus	h	
22923	Akodon	orophilus	m	
22925	Akodon	orophilus	h	

22927	Akodon	orophilus	h	
22928	Akodon	orophilus	h	**
22930	Akodon	orophilus	h	
22931	Akodon	orophilus	m	**
22932	Akodon	orophilus	m	
22933	Akodon	orophilus	m	**
22934	Akodon	orophilus	m	
22937	Microryzomys	minutus	m	
22939	Microryzomys	minutus	h	
22940	Microryzomys	minutus	m	**
22945	Microryzomys	minutus	m	
22947	Microryzomys	minutus	h	
22948	Microryzomys	minutus	m	
22953	Thomasomys	notatus	h	
22955	Thomasomys	notatus	h	
22956	Thomasomys	notatus	h	
22957	Thomasomys	notatus	m	**
22958	Thomasomys	notatus	m	**
22959	Thomasomys	notatus	h	
22960	Thomasomys	notatus	m	
22984	Akodon	orophilus	m	**
22987	Akodon	orophilus	h	
22991	Akodon	orophilus	m	
22995	Akodon	orophilus	h	
22997	Akodon	orophilus	m	
23007	Thomasomys	kalinowskii	m	
23009	Thomasomys	kalinowskii	h	*
23011	Thomasomys	kalinowskii	h	
23012	Thomasomys	kalinowskii	h	
23016	Thomasomys	kalinowskii	h	
23020	Thomasomys	kalinowskii	m	
23023	Thomasomys	kalinowskii	m	
23024	Thomasomys	kalinowskii	h	**
23027	Thomasomys	kalinowskii	m	
23034	Thomasomys	kalinowskii	m	

*Se incluyó en el análisis de dieta

**Se incluyo en el análisis de morfología

Tabla 12. Resumen de procedimientos estadísticos con el paquete SPSS para Windows.

larva

	factor	N	Subset para alpha = 0.05		
			1	2	3
Tukey HSD(a,b)	4	6	2.240		
	3	9	2.960	2.960	
	5	48	8.900	8.900	8.900
	2	5		15.130	15.130
	1	37			15.340
	Sig.		0.555	0.051	0.586
Tukey B(a,b)	4	6	2.240		
	3	9	2.960		
	5	48	8.900	8.900	
	2	5		15.130	
	1	37		15.340	
	Sig.		0.156	0.170	
Duncan(a,b)	4	6	2.240		
	3	9	2.960		
	5	48	8.900	8.900	
	2	5		15.130	
	1	37		15.340	
	Sig.		0.156	0.170	

adulto

	factor	N	Subset para alpha = 0.05			
			1	2	3	4
Tukey HSD(a,b)	4	6	1.497			
	5	48	12.633	12.633		
	2	5		26.580	26.580	
	3	9			35.921	
	1	37				74.743
	Sig.		0.352	0.149	0.533	1.000
Tukey B(a,b)	4	6	1.497			
	5	48	12.633	12.633		
	2	5		26.580	26.580	
	3	9			35.921	
	1	37				74.743
	Sig.		0.068	0.124	1.000	
Duncan(a,b)	4	6	1.497			
	5	48	12.633			
	2	5		26.580		
	3	9		35.921		
	1	37			74.743	
	Sig.		0.068	0.124	1.000	

mono

factor	N	Subset para alpha = 0.05
--------	---	--------------------------

			1	2	3
Tukey HSD(a,b)	1	37	1.749		
	5	48	16.045		
	3	9	16.204		
	2	5		42.966	
	4	6		60.130	
	Sig.		0.415	0.243	
Tukey B(a,b)	1	37	1.749		
	5	48	16.045		
	3	9	16.204		
	2	5		42.966	
	4	6		60.130	
	Sig.		0.415	0.243	
Duncan(a,b)	1	37	1.749		
	5	48	16.045		
	3	9	16.204		
	2	5		42.966	
	4	6			60.130
	Sig.		0.103	1.000	1.000

dico

	factor	N	Subset para alpha = 0.05		
			1	2	3
Tukey HSD(a,b)	1	37	0.318		
	2	5	5.968	5.968	
	4	6	21.793	21.793	21.793
	3	9		25.052	25.052
	5	48			36.434
	Sig.		0.100	0.181	0.437
Tukey B(a,b)	1	37	0.318		
	2	5	5.968	5.968	
	4	6	21.793	21.793	21.793
	3	9		25.052	25.052
	5	48			36.434
	Sig.		0.100	0.181	0.437
Duncan(a,b)	1	37	0.318		
	2	5	5.968	5.968	
	4	6		21.793	21.793
	3	9			25.052
	5	48			36.434
	Sig.		0.513	0.069	0.111

T.vas

	factor	N	Subset para alpha = 0.05	
			1	2
Tukey HSD(a,b)	1	37	0.349	
	2	5	2.256	
	3	9	4.110	

	4	6	7.288	7.288
	5	48		15.271
	Sig.		0.340	0.207
Tukey B(a,b)	1	37	0.349	
	2	5	2.256	
	3	9	4.110	
	4	6	7.288	7.288
	5	48		15.271
Duncan(a,b)	1	37	0.349	
	2	5	2.256	
	3	9	4.110	
	4	6	7.288	
	5	48		15.271
	Sig.		0.090	1.000

Means for groups in homogeneous subsets are displayed.

a Usa media armonica simple = 9.512.

b The group sizes are unequalLos grupos medidos no son iguales
Error tipo I no son garantizados